DIE FOSSILEN TINTENFISCHE

EINE PALÄOZOOLOGISCHE MONOGRAPHIE

VON

DR. ADOLF NAEF
PRIVATDOZENTEN FÜR ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

MIT EINEM TITELBILD UND 101 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die im Mai 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

Weitere Schriften von

Dr. Adolf Naef

Privatdozent für Zoologie an der Universität Zürich.

Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte.

Kritische Betrachtungen über das sogenannte „biogenet. Grundgesetz". Mit 4 Abbild. im Text. III, 77 S. gr. 8° 1917 Mk 21.60

Inhalt: Einleitung. — Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes. — Über Wesen und Methodik der systematischen Morphologie. — Über Entwicklung überhaupt und die vergleichende Betrachtung von Ontogenesen der Vielzelligen im besonderen. — Über die phylogenetische Betrachtung der organischen Formbildung. — Über die Abänderung der Ontogenesen in der Stammesgeschichte. — Über die Anwendung des Gesetzes und dessen Grenzen. — Über atypische Ähnlichkeiten (Analogien, Konvergenzen). — Leitsätze. — Literatur.

Die Naturwissenschaften 1921, Heft 27:

. . . Naef findet im biogenetischen Grundgesetz die deszendenztheoretische Fassung alter Vorstellungen der idealistischen Morphologie. . . . Weiter schöpft Naef nicht aus historischen Studien, sondern er folgt solchen Gedankengängen auf Grund seiner eigenen morphologischen Erfahrung. . . . Naef strebt danach, aus den Unbestimmtheiten herauszukommen, in denen die historische Betrachtung organischer Formen sich heute befindet. Daher sucht er in der überblickbaren Gegenwart nach Gesetzmäßigkeiten, die auf die Geschehnisse der Vergangenheit weisen. Zugleich will er den Vieldeutigkeiten der Formulierungen, die bisher für solche Zusammenhänge gemacht wurden, entgehen. Sein Versuch ist sehr beachtenswert. Er ist ein Anzeichen der da und dort gemachten Ansätze zu kritischer Biologie. . . . Aus der Weiterarbeit des Autors dürfen wir wertvolle Beiträge zur Methodenlehre der Biologie erwarten. J. Schaxel (Jena).

Idealistische Morphologie und Phylogenetik. (Zur Methodik der systematischen Morphologie).

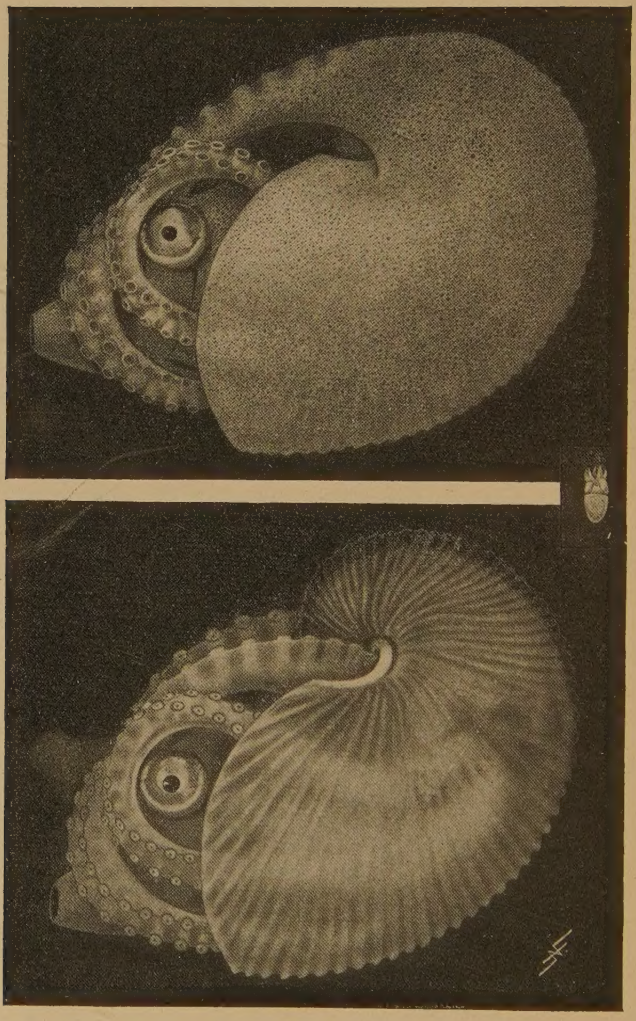
Mit 6 Abbild. im Text. VI, 77 S. gr. 8° 1919 Mk 15.—

Den Verfasser kennzeichnet das Bemühen, sachliche und logische Fundamente der biologischen Wissenschaften aus der Verschüttung auszugraben, in die sie infolge ungeheuerer Materialanhäufung durch die moderne Forschung geraten sind, und daran im Sinne einer gedanklichen Beherrschung des gegebenen Stoffes weiterzubauen. Hier soll die historische Richtung der neueren Biologie mit der begrifflich-systematischen (idealistischen) der älteren organisch verknüpft und darauf begründet werden. Die Schrift wendet sich an alle für Fragen der theoretischen Biologie interessierten Kreise, insbesondere an die Systematiker, Embryologen und vergleichenden Anatomen.

Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten.

Von **O. Abel.** Mit einem Titelbild und 100 Abbildungen im Text. VII, 281 S. gr. 8° 1916 Mk 72.—, geb. Mk 108.—

Inhalt: Einleitung. — Die Lebensweise der Dibranchiaten. 1. Allgemeine Vorbemerkungen. 2. Die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten. 3. Die Futtertiere und Feinde der lebenden Dibranchiaten. 4. Der Aufenthaltsort der lebenden Dibranchiaten. 5. Die Körperformen der lebenden Dibranchiaten. 6. Das Einzelleben und das Leben in Schwärmen. — Die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Hypothesen über die Lebensweise der Belemniten. 2. Die Morphologie der Rostralbildungen bei den verschiedenen Dibranchiatenstämmen. 3. Wird das Gewicht des Belemnitenrostrums durch den Gasbehälter des Phragmokons ausgeglichen? 4. Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Dibranchiaten. 5. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres. — Die phylogenetische Bedeutung der Armzahl der Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Ansichten über die phylogenetische Stellung der Belemniten. 2. Bisherige Angaben über die Armzahl der fossilen Dibranchiaten. 3. Die Armzahl der Belemniten. 4. Die ontogenetische Entwicklung der Arme bei den lebenden Dibranchiaten.



Argonauta argo L.

In halber Größe, nach dem Leben gezeichnet (vgl. zur Erklärung p. 293).

DIE FOSSILEN TINTENFISCHE

EINE PALÄOZOOLOGISCHE MONOGRAPHIE

VON

DR. ADOLF NAEF
PRIVATDOZENTEN FÜR ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

#25106

MIT EINEM TITELBILD UND 101 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort.

Diese zusammenfassende Betrachtung der fossilen Tintenfische darf für sich als ein Ganzes gelten und bedeutet dann den Versuch, eine Vielheit von bekannten und neuen Tatsachen in ihrem natürlichen Zusammenhang darzustellen, nachdem eine vorläufige Grenze des Gesichtsfeldes nach dieser Richtung erreicht ist. Sie ist aber schon sachlich-speziell auch Teil eines größeren Werkes, nämlich einer Synopsis der Cephalopoden überhaupt, die lebende und ausgestorbene Vertreter der Klasse umfassen soll. Innerhalb derselben muß sie als Gegenstück einer Monographie der rezenten mediterranen Tintenfische [1]) gelten.

Mit diesem größeren Werk verfolgt auch diese Arbeit eine allgemein gestellte Aufgabe, nämlich die, das Problem der organischen Mannigfaltigkeit in seinem vollen Umfange aufzurollen und insbesondere die Voraussetzungen, die Methodik und den Anwendungsbereich der historischen Betrachtungsweise in Ansehung desselben zu untersuchen. Dies schien mir nur im Verein mit intensivster Forschung in glücklich gewähltem Rahmen möglich und zwar sollten zuerst die heutigen Vertreter vorliegender Gruppe in jeder möglichen Hinsicht, nämlich systematisch, vgl. anatomisch, embryologisch, physiologisch, sowie auch auf Lebensweise und Lebensbedingungen hin betrachtet werden, um nachher die ausgestorbene Verwandtschaft derselben einer anschließenden synoptischen Bearbeitung zu unterwerfen. Aus beiderlei Forschung sollen letzten Endes allgemeinste Schlußfolgerungen gezogen, und

1) Vgl. zunächst Naef, Ad., Die Cephalopoden. 35. Monopraphie in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1. Lieferung mit 56 Tafeln zu Bd. I u. II. R. Friedländer Berlin 1921. (Als „Cephalopoden“ im Folgenden mehrfach zitiert.)

so ein wissenschaftlicher Ausbau der Abstammungslehre auf neuen, breiten, durch eigene Arbeit gesicherten und möglichst vertieften Grundlagen versucht werden. Wie sehr dies nötig ist, glaube ich schon in früher veröffentlichten Mitteilungen beleuchtet zu haben (vgl. 1911, 1913, 1917, 1919, 1920, 1921), vielleicht ohne auf die der Morphologie gegenüber zum Teil desinteressierten, zum Teil in traditionellen Anschauungen befangenen wissenschaftlichen Kreise großen Eindruck zu machen. Diesen sollen hier denn auch vor allem Tatsachen und nicht „Spekulationen" geboten werden; immerhin verlangt es die Natur unserer Arbeit, daß auf die letzte Absicht deutlich hingewiesen werde.

Für die Unterstützung meiner paläozoologischen Studien bin ich zu vielfachem Danke verpflichtet. Derselbe gilt zunächst der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich, bzw. deren hochherzigen Gönnern, durch welche mir die Mittel zur Ausführung der nötigen Studienreisen zur Verfügung gestellt wurden. Dann vor allem den Leitern auswärtiger Sammlungen, insbesondere Herrn Prof. Dr. F. Broili in München (bayr. Staatssammlung), der meine Arbeit in liberalster Weise unterstützt hat. Für gastliche Aufnahme sei auch der Museen in Stuttgart, Tübingen, Wien und Berlin, sowie spezieller Sammlungen in Holzmaden (Herrn B. Hauffs), Eichstädt (Herrn Prof. J. Schwertschlagers) und Braunschweig (Herrn Prof. E. Stolleys) dankbar gedacht.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

I. Teil: Sachliche Voraussetzungen 11

II. Teil: Die *Sepioidea* oder Sepia-artigen Tintenfische 38

III. Teil: Die *Teuthoidea* oder Kalmar-artigen Tintenfische 101

IV. Teil: Die *Belemnoidea* oder Belemniten-artigen Tintenfische . . 164

V. Teil: Die *Octopoda* oder Kraken-artigen Tintenfische 283

Schlußwort und systematische Übersicht 295

Literaturverzeichnis 304

Sachregister 317

Liste neuer Arten 322

(Genauere Disposition findet sich am Anfang jedes Hauptkapitels.)

Einleitung.

Obwohl wir es hier mit Tatsachen zu tun haben wollen und den Gegnern methodologischer Exkursionen gern die (vermeintlich) unfruchtbare Abschweifung ersparen möchten, dürfen wir uns doch an dieser Stelle einige allgemeine Überlegungen nicht verbieten, weil ohne dieselben ein ernstliches Verständnis auch der sachlichen Teile nicht leicht zu erreichen wäre. Ohne fortwährende Selbstbesinnung kann überhaupt keine Wissenschaft gedeihen!

Wir möchten hier eine Tiergruppe, d. h. eine Mannigfaltigkeit typisch ähnlicher Lebewesen in ihren fossilen, meist ausgestorbenen Vertretern behandeln und dieselben dabei in ihrem natürlich-systematischen Zusammenhang durch die geologischen Zeiträume verfolgen. Das einzelne Objekt soll von ausgesprochen biologischen Gesichtspunkten aus betrachtet, d. h., so weit die Umstände es erlauben, als Produkt oder Teil eines lebendigen Ganzen angesehen und dieses wie ein heutiges Tier aufgefaßt werden. Darin sehen wir das Wesen einer (im weiteren Sinne) „paläobiologischen" Einstellung, die sich durchaus an die Wissenschaft vom gegenwärtigen Leben anzuschließen hat.

Leider liegen uns aber zunächst nur Leichen, und zwar meist sehr mißhandelte und unvollständige Leichen vor, viel häufiger noch bloße Bruchstücke, insbesondere Skelettteile von solchen. Nur in höchst untergeordnetem Grade kommen für die Paläozoologie andere Dokumente der Lebenstätigkeit verganger Welten in Frage (Kriechspuren, Bauten u. dergl.). Damit ist der Charakter der Disziplin im Rahmen der Biologie durch die Natur der Objekte von vornherein festgelegt. Paläontologie ist eine wesentlich morphologische Disziplin und kann nur im Rahmen solcher Wissenschaft überhaupt sinnvoll betrieben werden (vgl. Naef 1917, p. 69).

Dabei ist eine experimentelle Behandlung des Stoffes ausgeschlossen, die strenge Kausalanalyse kommt unmöglich in Betracht.

Damit ist auch die Art der anzuwendenden logischen Gesichtspunkte bestimmt: Die allgemeinen Fragen, die ein Fossil stellt, liegen im Bereich der systematischen Morphologie und ihrer „vergleichenden" Methodik. (Wo gehört es hin, wo kommt es her?) Innerhalb derselben aber spielt Paläozoologie eine maßgebende Rolle. Ja, sie kann darin unter keinen Umständen entbehrt werden (vgl. Naef 1919, p. 28 u. 56), am wenigsten, falls diese Disziplin nach historischen Gesichtspunkten, d. h. nach den herrschenden theoretischen Grundanschauungen betrieben werden soll. In dieser Hinsicht besteht freilich in der heutigen Wissenschaft noch immer eine höchst seltsame Situation:

Wir haben eine ungeheure Literatur, deren Forschungsziel „Stammesgeschichte" heißt, und die sich doch ausschließlich mit rezenten Formen befaßt. Wir haben Lehr- und Handbücher der systematischen Zoologie und Botanik auf ausgesprochen „phylogenetischer" Grundlage, in denen die fossilen Typen im Zusammenhang nicht einmal oder kaum erwähnt werden. Zoologen von Namen haben den „Werdegang" der Tierwelt ergründen wollen und diskutierten mit Aufwand vielen Scharfsinns z. B. darüber, ob die Mollusken von Anneliden oder Platoden abstammen, ob die Trochophoralarve der heutigen Ringelwürmer eine Stammform sei, ob die Blutgefäßwandungen einst vom Cölothel hergekommen seien (was doch nirgends zu beobachten ist) usw. Von den versteinerten Urkunden der Vorwelt nahm dieser seltsame Historismus meist verschwindend wenig Notiz.

Auf der anderen Seite reihen Paläontologen Schalen an Schalen, Knochen an Knochen und treiben so ebenfalls „Phylogenie", in merkwürdiger Unbekümmertheit um das Wissen ihrer zoologischen Kollegen. Brücken werden auch hier geschlagen über Jahrmillionen hinweg und alles dies ernsthaft, im Vollbewußtsein der wissenschaftlichen Berechtigung.

Dem gegenüber muß festgestellt werden, daß im allgemeinen weder die Morphologie der lebenden Wesen, noch die Morphologie und Stratigraphie der fossilen in der Lage ist, wirkliche Abstammungsverhältnisse zwischen organischen Arten[1]) klarzu-

1) Um die der Individuen handelt es sich dabei prinzipiell nicht!

legen. Dagegen wird man sicher ohne weiteres einsehen, daß eine Verbindung beider Disziplinen nötig ist, die durch eine höchst unnatürliche Arbeitsteilung auseinander gerissen sind. Ob wir **dann** mit Erfolg werden Stammesgeschichte treiben können und unter welchen Bedingungen dies geschehen mag, muß untersucht werden.

Zunächst wird man fragen müssen, ob hier überhaupt eine Aufgabe der Wissenschaft liege. Denn manche modernen Biologen werden leicht zugeben, daß es sich mit der Phylogenie wirklich ungefähr so verhielte, wie wir, absichtlich etwas drastisch, angedeutet haben. Aber das wären längst erledigte Dinge, von denen heute nicht mehr die Rede sei.

In der Tat hat sich ja die moderne Zoologie mit einer Art Enttäuschung von der Stammesgeschichte abgewandt und die Dinge liegen lassen, wie sie lagen. Der große Strom der Forschung bewegt sich in anderen Bahnen und dankt den zurückgedrängten Richtungen nicht einmal für die daraus bezogenen Anregungen und Sachgrundlagen.

Demgegenüber bleibt festzustellen, daß systematische Morphologie, und etwas anders war die Stammesgeschichte der Natur der Sache nach nie, das Rückgrat und die Wurzel auch der modernsten Richtung der Biologie und das Gerüst der wissenschaftlichen Lehre vom Leben überhaupt ist. In diesem Sinne behaupten wir: Zwei Seiten weist uns jeder Organismus, eine Struktur (Form) und ihre Leistung (Funktion). Die Funktion ist aber wesentlich, vielleicht völlig **bestimmt** durch die „Form", d. h. den Apparat! Dieser ist zwar selbst wieder das Produkt einer Leistung, aber eben nur der einer früher dagewesenen Struktur. Darum hat denn die Morphologie das unbedingte Primat innerhalb der Biologie: Form ergibt sich nur aus Form, aber aus der Form ergibt sich alles andere. Das gilt auch für die anorganische Welt. (Das Spezifische aller Wirkungsweisen ist Folge einer Struktur!)

Systematischer Morphologie entspricht als besonderes Problem die Frage nach der Naturordnung in Ansehung der Mannigfaltigkeit organischer Formen und damit zusammenhängend der ihrer Leistungen und Beziehungen. Dieses Problem hat sie sich auch in Gestalt der Phylogenetik gestellt, aber in einer voreiligen und willkürlichen Weise zu lösen versucht. Ernstliche Betrachtung der ganzen Sachlage ergibt: Wir können systematisch überhaupt

nicht direkt nach Blutsverwandtschaften und realen Abstammungsverhältnissen forschen, weder mit den Mitteln der Neo- noch mit denen der Paläomorphologie. Vereinzelte glückliche Kombinationen bestätigen die Regel. Darum können diese Disziplinen methodisch nicht auf solche Weise orientiert, d. h. nicht prinzipiell auf die speziellen Abstammungsfragen zugespitzt werden. Der Versuch dazu hat eben zu dem früher angedeuteten, logisch geradezu unsinnigen Zustand geführt.

Was wir über die Herkunft der organischen Arten sicher wissen können, ist, an der Aufgabe systematischer Morphologie überhaupt gemessen, immer viel zu wenig. Darum bleibt hier nichts anderes übrig, als sich grundsätzlich wieder auf die Basis der klassischen (idealistischen) Morphologie zurückzustellen und zunächst immer die „typischen Ähnlichkeiten" der Lebewesen (Formverwandtschaften) zu ermitteln. (Man vergl. in diesem Sinne die Einleitung zu den „Cephalopoden"). Das sieht aus wie Reaktion und ist es auch in einem gewissen Sinne; jedenfalls bedeutet es eine grundsätzliche Absage an die Strömung in der Biologie, welche von Haeckel inauguriert und geprägt worden ist und die wir methodologisch, kurz gesagt, als eine Entgleisung betrachten. Dabei übersehen wir nicht, daß sie historisch-psychologisch in leicht verständlicher Weise bedingt und kaum vermeidbar war. Wir bestreiten aber, daß ihr die ungeheure Verbreiterung unseres speziellen Wissens in den letzten 60 Jahren zu danken sei und machen sie dafür verantwortlich für eine augenscheinliche Verflachung der Betrachtungsweise im Bereich desselben. Von einer Gegnerschaft zur Deszendenztheorie überhaupt, dies sei hier ausdrücklich festgestellt, kann dabei gar keine Rede sein. Von derselben sind wir vielmehr ausgegangen und werden auch zu ihr zurückkehren. Wir halten aber diese Lehre keineswegs für abgeschlossen, sondern selber für entwicklungsbedürftig. Gerade aus einer Vertiefung der systematischen Morphologie versprechen wir uns auch eine solche der Abstammungslehre überhaupt, deren eigentlichen Mutterboden sie darstellt. — Man denke nämlich nicht, daß es gleichbedeutend sei, ob man „Formverwandtschaften" oder Ahnen suche!

Da die Abstammungsverhältnisse immer hypothetisch bleiben und man nicht gut eine ganze Wissenschaft im Konjunktiv abhandeln kann, hat Phylogenetik gern eine sozusagen handgreifliche Denkart gewählt, die nicht nur in Weltanschauungsfragen ihre

Schattenseiten hat, sondern auch der Besonderheit und Subtilität wissenschaftlicher Probleme vielfach nicht gerecht wurde. Dagegen zwingt die abstrakte Betrachtungsweise der idealistischen Morphologie zu einer möglichst sorgfältigen und umsichtigen Argumentation bei der Verwertung von Einzeltatsachen und schreckt Unberufene ab, was mehr als erwünscht ist. Dabei kann es sich dann ergeben, daß wir über tatsächliche Entwicklung indirekt mehr Aufklärung erlangen, als auf langgewohnten Wegen vielfach geschehen ist.

Gewohntes Rüstzeug logisch-begrifflicher Natur sind in unserem Forschungsbereich vor allem die Einheiten des natürlichen Systems (Art, Gattung, Familie etc.)[1]. Doch sind dieselben für sich allein (Diagnosen) nicht imstande, die zu stellenden Aufgaben zu bewältigen. Hierzu ist eine Denkform besonderer Art vonnöten (vgl. Naef 1919), die in einer „Lehre von den typischen Ähnlichkeiten" ausgebildet werden muß. Es ist unabweislich, den Vergleich der mannigfaltigen Formen jeder Gruppe zu zentrieren auf Normen oder „Typen", d. h. vorgestellte Ganzheiten, Idealformen, die sich im höchsten Grade geeignet erwiesen haben, die praktischen und theoretischen Aufgaben der natürlichen Systematik zu lösen. Sie sind als methodische Hilfsmittel derselben nicht zu entbehren und ihre Anwendung erscheint als Kern einer besonderen Methodik der systematischen Biologie.

Ob dann die Typen als Stammformen gedeutet werden oder nicht, so versehen sie jedenfalls im Bilde der organischen Mannigfaltigkeit ihren klar bestimmbaren Posten. Doch ist es, wie oben angedeutet wurde, nicht gleichgültig, ob wir die Möglichkeit solcher Deutung hypothetisch vorwegnehmen oder nachträglich prüfen. Jedenfalls müssen wir uns gegen die Meinung verwahren, als sei die Ermittlung und Darstellung typischer Beziehungen, d. h. die ganze Betrachtungsweise unserer idealistischen Morphologie (die wir nicht erfunden, sondern nur differenziert und schärfer gebahnt haben) eine bloße Umprägung der Haeckelschen Phylogenetik und besser wieder in diese zurück zu übersetzen. (Typisch = ursprünglich, Typus = Stammform usw.). Das Gegenteil ist der Fall, wie wir früher (1919, p. 35) dargelegt haben. Außer der historischen Priorität und den oben beleuchteten methodischen Vorzügen beansprucht der ideale

---

1) Von besonderen morphologischen Begriffen, die es mit den Teilerscheinungen natürlicher Wesen zu tun haben (Gastrula, Pterygium, etc.) sehen wir hier ab.

Typus auch aus allgemein biologischen Erwägungen heraus einen unbedingten Vorrang vor der hypothetischen Stammform. Dies tritt zutage, sobald wir den Normbegriff der Biologie überhaupt in Betracht ziehen, denn auf diesen ist der des Typus letzten Endes zurückzuführen.

Typisch sind Eigenschaften nicht nur für systematische Kategorien, sondern auch für einzelne lebendige Individuen. Dieselben haben ja kein starres Gepräge, sondern zeigen eine Mannigfaltigkeit wechselnder Äußerungen, die wir bewußt oder unbewußt gegeneinander abwägen, um durch Abstraktion zu einem Allgemeinbilde oder Begriff zu gelangen [1]). In der Systematik wird der Typusbegriff über den Werdegang eines Individuums oder einer Generationenfolge hinaus erweitert und zunächst auf die Art als natürliche Einheit (Fortpflanzungsgemeinschaft) angewandt, weiterhin aber auf alle durch „typische Ähnlichkeit" oder Formverwandtschaft verbundenen Wesen schrittweise ausgedehnt. Dabei wird er zum maßgebenden Ausdrucksmittel solcher Beziehungen und liefert das vorstellbare Gerüst für die gedankliche Bewältigung der unabsehbaren Mannigfaltigkeit. Die besonderen Bildungsnormen werden Objekt des Vergleichs und Ausgangsmaterial für die Ermittlung der allgemeinen und allgemeinsten, wie sie die klassischen Morphologen unter ihren „Typen" und „Bauplänen" verstanden.

Zur Feststellung des Typischen führt ein methodischer Vergleich, dessen Prinzipien (Naef 1919, p. 25—33) aus der Natur

---

1) Das Kennzeichnende, Maßgebende, Typische ist hier offenbar bestimmt durch die hypothetisch anzunehmenden Agenzien, die von Generation zu Generation weitergeleitet werden als dauerbeständige „Erbmasse" oder „Genotypus". Es zeigt selbst keine ununterbrochene Existenz! — In den Keimzellen aber ist es wieder nur potentiell und nicht manifest gegeben und in diesen mit keinerlei Mitteln als naturwirkliches Etwas direkt zu erfassen und zu beschreiben. Daher tritt trotzdem das anschauliche Bild (Phänotypus bei gegebenen Bedingungen) sozusagen symbolisch für die Darstellung des Genotypus ein, auch in der wissenschaftlichen Behandlung der Vererbungserscheinungen. Die „Gene" können nur auf Grund ihrer Wirkung charakterisiert und lokalisiert werden. — So knüpft sich an ein unanschauliches Postulat kausalen Denkens die einzig durchgreifende Auffassung der Kontinuität des Lebens, die als „Elternzeugung" wohl anschaulich, aber keineswegs wissenschaftlich verständlich wird (vgl. Naef 1919, p. 38—41). Dauerbeständig scheint nur die Bildungsnorm an sich zu sein. Wenn dies aber schon bei wirklich beobachtbaren Ahnenreihen so ist, haben wir umsomehr Grund, die Formen, deren Blutsverwandtschaft nicht direkt erwiesen werden kann, zunächst unter Absehen von derselben zu vergleichen und ihre Mannigfaltigkeit gedanklich morphologisch-systematisch statt pseudo-genealogisch zu bewältigen.

der realen Objekte abgeleitet sind, insbesondere aus ihren tatsächlichen Ähnlichkeitsbeziehnungen, die eigenen Gesetzen folgen. Aus dem Vorhandensein derselben leiten wir auch die Berechtigung ab, die erkannten Normen für naturnotwendige Bestimmungen zu halten und aus ihnen verbindliche und (wie hier neuerdings zu zeigen sein wird) erfolgreiche Schlußfolgerungen zu ziehen.

Die Typen werden damit zum wertvollsten Hilfsmittel und Rüstzeug der speziellen Morphologie, insbesondere auch der Paläomorphologie. Denn diese leidet, wie wir bereits hervorhoben, sozusagen grundsätzlich an der fragmentarischen Beschaffenheit des vorliegenden Materials. Damit dasselbe biologisch (p. 1) ausgewertet werden kann, ist fast immer eine rekonstruktive Behandlung nötig. Diese aber kann nur auf den Grundlagen der klassischen Morphologie, d. h. nach dem Cuvierschen Korrelationsprinzip geschehen. Dasselbe ist freilich im Rahmen der hier skizzierten Methodik auszubauen und kann folgendermaßen formuliert werden: Bei der Rekonstruktion fragmentarisch vorliegender Tierkörper sind für die unbekannten Organisationselemente die in der betreffenden Gruppe des natürlichen Systems als typisch erkannten Eigenschaften anzunehmen. Dies setzt freilich eine vollständige systematisch-morphologische Beherrschung der ganzen rezenten und fossilen Verwandschaft voraus; insbesondere die Kenntnis des natürlichen Systems derselben und seiner Grundlagen, also der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte! — Die wissenschaftliche Behandlung ausgestorbener Lebewesen kann bei diesen Ansprüchen nur von den Spezialkennern ihrer nächsten lebenden Verwandtschaft geleistet werden[1]).

1) Dasselbe gilt selbstverständlich auch für die Beurteilung ihrer Lebensweise. O. Abel macht in dieser Richtung (1921, p. 134) sehr eigenartige Vorschläge, in dem er die Anpassungsforschung überhaupt in die „Paläobiologie" einbeziehen will. Es mag nun sehr wohl eintreffen, daß der Paläobiologe von Fach in der Ökologie der Tiere besser orientiert ist, als der Zoologe, sei es im Allgemeinen, sei es im Besonderen. So darf z. B. anerkennend hervorgehoben werden, daß Abels „Paläobiologie der Cephalopoden" (1916) in den Vorstudien über rezente Formen vieles Gute geleistet hat, trotz unfreiwilliger Übernahme zahlreicher irreleitender Angaben aus der Literatur. Aber solche Arbeit ist eben als zoologische anzusehen. Auf der anderen Seite muß leider gesagt werden, daß gerade dieser Studie der systematisch-morphologische Grund abgeht, von dem wir sprechen; derselbe kann eben nur vom Fachmann in langer Einzelforschung gelegt werden.

Über die Art, wie die Kenntnis der Formverwandtschaften im Einzelnen rekonstruktiv verwertet werden soll, mögen hier noch einige Andeutungen folgen: Vielfach liegt die Sache ja so (Fig. 101), daß wir für einen engeren Kreis von fossilen Arten überhaupt keinen lebenden Vertreter haben; dann werden wir freilich von speziellsten Bestimmungen absehen und den nächst weiteren in Betracht ziehen müssen. Vielleicht gelingt auch das nicht und wir werden dann eben, stufenweise weiterschreitend, zu den nächsten Vergleichsformen zu gelangen suchen. Dabei kommt es auch vor, daß diese die maßgebenden homologen Gebilde gar nicht (mehr) besitzen, sodaß wir nur noch die Embryonen zu Hilfe nehmen können, indem wir deren für eine Gruppe typische Struktur berücksichtigen. So werden wir z. B. die Rekonstruktion der Belemniten begründen (vergl. die systemat. Übersicht!): Rezente Vertreter fehlen, auch für die Unterordnung der Belemnoiden überhaupt. Die nächsten rezenten Verwandten sind die Teuthoiden, bei denen wenigsten die Rolle des Proostracums, Conus und Rostrums anatomisch, ontogenetisch physiologisch und ökologisch studiert werden kann. Von diesen Erfahrungen, die neben die an Sepioiden über den Phragmocon zu gewinnenden zu stellen sind, schließen wir zunächst rückwärts auf die allgemeine Dekapodenorganisation und dann wieder vorwärts auf Belemnoiden und Belemniten.

Wenn wir so einerseits in der Paläomorphologie ein Teilgebiet systematischer Morphologie gesehen haben, das der intensivsten Unterstützung durch die anderen bedarf, so muß andererseits hervorgehoben werden, daß sie zugleich eine außerordentliche Bereicherung des Ganzen bedeutet. Diese entspringt aus zwei Quellen: Zunächst wird durch die ausgestorbenen Arten der Formenschatz ganz hervorragend bereichert (in der vorliegenden Klasse übertreffen dieselben ihre lebenden Verwandten an Artenzahl um das 20fache!). Dann aber sind die Petrefakten erdgeschichtlich stufenmäßig und zwar gruppenweise datiert und geben damit der im System ausgedrückten Naturordnung den Charakter einer in der Zeit abgelaufenen Vermannigfaltigung der Gestaltungsnormen (die man in Form artgenealogischer Zusammenhänge aufzufassen gewöhnt ist).

Dabei wird dem Einen das System direkt zum Symbol der Geschichte (Stammbaum), während es dem Anderen als die naturgegebene komplexe Stufenleiter erscheint, durch die

aufwärts strebende Generationsfolgen sich durchgerungen haben. Man spricht von „Parallelentwicklung“ und stellt das Fortschreiten der Stämme als gemeinsames Vorrücken einer Vielzahl von Arten durch eine gesetzmäßige Folge von Stadien hindurch dar, eine Anschauung, die durch umfangreiche Beobachtungen gestützt wird und heute fast als die herrschende bezeichnet werden kann. Das ist insbesondere die allgemeine Tendenz G. Steinmanns und seiner Schule. Obwohl wir derselben prinzipiell entgegentreten wollen, können wir ihr doch nicht von vornherein jede Berechtigung absprechen [1]).

Für uns sind Steinmanns Anschauungen ein Grund mehr, die Behandlung systematisch-morphologischer Probleme von der phylogenetischen Umdeutung unabhängig zu machen. Dabei können wir gern zugeben, daß wir uns die Stammformen unserer Gruppen konkret gerade so vorstellen, wie wir ihre Typen zeichnen (Fig. 11, 39, 62); ja wir glauben, solcher Anschauung noch zum völligen Durchbruch verhelfen zu können. Zunächst bleibt sie persönlich bedingt und kann nicht als gesicherte wissenschaftliche Erkenntnis gelten. Mit dieser Einschränkung ist freilich weder die Zentrierung des morphologischen Vergleiches auf Typen, noch die Begründung ihres normativen Charakters (p. 6), noch die Grundanschauung der Abstammungslehre getroffen. Dieselbe besagt z. Z. nur: Es seien im Verlaufe der Erdgeschichte geringe Veränderungen der Bildungsnormen kumuliert, und dadurch aus einer oder mehreren vorauszusetzenden Stamm-Arten die heutigen erzeugt worden.

Diese längst zur Theorie erhärtete Hypothese besteht unabhängig von allen Ansichten und Glaubenslehren vom speziellen Vorgang der Artumwandlung als ein allgemeines Ergebnis systematischer Morphologie und ihrer Korrelate (syst. Physiologie, syst. Ökologie, syst. Biogeographie, syst. Bio-Stratigraphie). Freilich erschöpft der Satz weder den Inhalt und Umfang moderner Abstammungslehre, noch kann er als methodische Voraussetzung für

1) Wenn Steinmann weder widerlegt werden, noch sich durchsetzen konnte, liegt dies an der mangelnden Fundierung sowohl seiner als seiner Gegner Anschauungen. Indem wir eine methodisch ausgebaute systematische Morphologie an die Stelle phantastischer Phylogenetik setzen, erzwingen wir bewußt eine Besinnung über die bei Vergleich und synthetischer Betrachtung gültigen und anzuwendenden Grundsätze.

den weiteren Betrieb der Disziplin, aus der er erwachsen ist[1]), ausreichen. Als eine beherrschende Grundanschauung der heutigen Biologie steht er freilich hinter jeder umfassenden Betrachtung, zugleich deutend und selber beleuchtet.

1) Völlig undiskutierbar und bei der gedanklichen Geschlossenheit seiner meisten Ausführungen verwunderlich ist der Vorschlag S. Tschuloks (1910) „Genetik" im Sinne der Abstammungslehre als besondere biologische Disziplin neben Systematik und Morphologie zu stellen. Das heißt dem Baume einer Wissenschaft seine Frucht entreißen und zwar unreif (vgl. denselben 1922, p. 2).

I. Teil:
Spezielle Voraussetzungen.

Inhalt: A. Über einige Grundbegriffe der Molluskenmorphologie (p. 11). B. Über die Besonderheiten der Cephalopodenschalen (p. 14). C. Diagnose der Klasse (p. 17). D. Zur systematischen Übersicht der Cephalopoden (p. 18). E. Zur Gegenüberstellung der Tetra- und Dibranchiaten (p. 19). F. Über den Gegensatz der Oktopoden und Dekapoden (p. 25). G. Die Unterordnungen der Dekapoden (p. 30). H. Zur Morphologie der Beziehungen zwischen Schale und Flossen (p. 35).

A. Über einige Grundbegriffe der Molluskenmorphologie.

Bevor wir an unseren eigentlichen Gegenstand herantreten, sollen einige Vorstellungen allgemeinster Natur, die als Vorbedingungen des weiteren Verständnisses zu dienen haben, geklärt werden.

Die Cephalopoden sind Mollusken und tragen den deutlichen Stempel dieser Stammeszugehörigkeit in der ganzen Organisation, insbesondere auch in der Bildung der Schale und ihrer Korrelation zum Weichkörper. Das hier folgende Schema (Fig. 1) versucht nun, den allgemeinen Molluskencharakter in seiner typischen Form zur Anschauung zu bringen, immerhin ohne den Anspruch, in allen Teilen gesichertes Resultat morphologischer Abstraktion darzustellen. Insbesondere soll die Frage nach der primären Gliederung des Kopffußes (vgl. Naef 1911, p. 83; 1913, p. 385!) und das Verhältnis zu den Amphineuren (Naef 1911, p. 77) damit nicht präjudiziert werden. Wir lassen im übrigen die Figur für sich selber sprechen und stellen hier nur fest, was an allgemeinen Schalencharakteren gegenüber den z. T. komplizierteren Verhältnissen der Cephalopoden als morphologisch-primiär anzusehen ist.

Die Schale wird vom „Schalenepithel", d. h. dem den „Mantelsacke" bekleidenden Teile der Epidermis abgesondert und es ist

höchst ungenau, zu sagen, daß sie „vom Mantel erzeugt“ werde. Ihr Wachstum erfolgt durch fortgesetzte Apposition und nur ausnahmsweise werden nachträglich einzelne Teile wieder aufgelöst. Die Grundsubstanz ist eine organische, zähe, elastische, durch Wasserentzug erhärtende Masse, das „Conchin“, in dessen feine Schichten nachträglich Kalk eingelagert wird, wodurch sie fest und brüchig werden.

Die Anlagerung neuer Schalenmasse erfolgt in doppelter Weise, nämlich als Randwachstum und als Dickenwachstum. Das erstere bewirkt die allgemeine Zunahme des Umrisses und bestimmt durch die Richtung des Anbaues die äußere Form der Schale, die im Verlauf der Entwicklung beträchtlichen Ver-

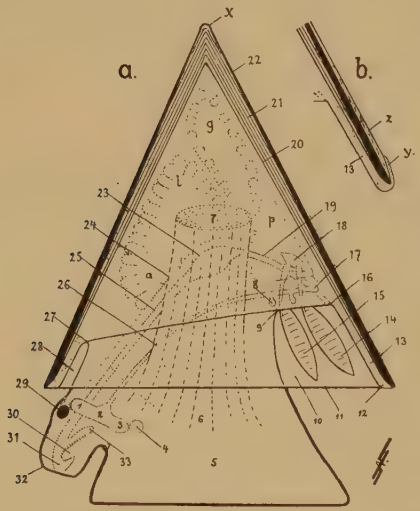


Fig. 1. a) Schema der Mollusken-organisation. Die Figur gibt im allgemeinen die methodisch ermittelten typischen Züge der Mollusken wieder. Doch besteht Unsicherheit über die Gesamterscheinung in der sich Amphineuren (Solenogastres, Chitonen) und Eumalakia (alle anderen Klassen) scharf gegenüber stehen. Ob der Fuß primär so ungegliedert und dem Kopf angeschlossen und ob die Schale so hoch kegelförmig (statt flacher) zu denken sei, bleibe unentschieden.

1 zerebraler, *2* pleuraler, *3* pedaler Teil des Schlundrings, *4* Statozyste, *5* Fuß, *6* Ausstrahlungen des Kopffußretraktors, *7* Ursprung desselben an der Schale, *8* vorderes Branchial-(Parietal-)ganglion, *9* vordere Begrenzung des Mantelhöhlendaches, *10* hintere Mantelhöhle, *11* freier Mantelrand, seitlich, *12* ebenso, hinten, im opt. Medianschnitt, um die Beziehung zum Ostrakum (schwarz), dessen freien Rand er weiterbaut, zu zeigen, *13* Mantelfalte, *14* hintere, *15* vordere Kieme, *16* typische Stelle des Afters an der hinteren Grenze des Mantelhöhlendaches, *17* Visceralganglion, *18* Herz, *19* Enddarm, *20* Schalenepithel, *21* Hypostracum (Perlmutterschichten), *22* Ostracum (Porzellanschicht), *x* Apex (Embryonalschale), *23* Magen, *24* Schalenmuskel (Kopffußretraktor), *25* Vorderdarm, *26* Pleurovisceralstrang, *27* vorderster Punkt der Mantelfurche, *28* vordere Mantelhöhle, *29* Auge, *30* Zunge im opt. Schnitt, *31* Mundhöhle, ebenso, *32* Schnauze, *33* Radulatasche, *a* Aorta ant., *l* Leber, *g* Gonade, *p* Perikard.

b) Schnitt durch einen Mantelrand (*13*) mit Schalenfalte (*y*). Dieselbe legt sich auf die Außenseite der Schale und sondert, außer den typischen Schalenschichten (Ostracum und Hypostracum), welche vom primären Schalenepithel (*20*) gebildet werden, noch eine häufig vorkommende dritte ab, das Periostracum (*z*). Wenn die Schalenfalte nur gering ausgebildet ist, verhält sich das Periostracum ebenso wie das Ostracum, d. h. es wird am Rande angebaut und nimmt an Stärke distalwärts zu. Überzieht aber die Schalenfalte die ganze Schale, dann kann das „sekundäre Schalenepithel“ am beliebigen Stellen seine Funktion konzentrieren; es wird aber in der Gegend des Apex am meisten Schichten ablagern. Das Periostracum verhält sich dann ähnlich wie das Hypostracum.

änderungen unterworfen sein kann. Es erzeugt dabei eine sehr feste, vom „Apex" aus an Dicke zunehmende Schicht des Gehäuses, die als „Ostracum" oder „Porzellanschicht" zu bezeichnen ist und durch die „Zuwachslinien" in der Regel den Verlauf der Entwicklung deutlich erkennen läßt. Das Dickenwachstum erfolgt durch Anlagerung blättriger dünner Schichten von Schalensubstanz auf der Innenfläche des Gehäuses und erzeugt eine „Perlmutterschicht" oder das „Hypostracum", dessen Dicke umgekehrt gegen die ältesten Schalenteile zunimmt, weil dieselben notwendig die meisten Verdickungsschichten tragen. Diese verstreichen gegen den feinen Rand des Ostracums natürlich völlig. Das Hypostracum wird von dem weitaus größten Teil des Schalenepithels erzeugt, während am Bau des Ostracums nur die Randteile desselben, dem (primären) Mantel angehörig, beteiligt sind.

Eine besondere Struktur und Form weisen vielfach die am Apex liegenden ältesten Schalenteile auf. Denn bevor ein Gehäuse in der angedeuteten Weise wachsen kann, muß es als erste Anlage vorhanden sein. Der erstgebildete, embryonale Schalenteil verlangt also eine besondere morphologische Bewertung und kann sich auch in der allgemeinen Erscheinung von dem anschließenden deutlich abheben. Doch verstehen wir unter diesem „Schalenkern" nicht die (verschiedentlich zu Unrecht) als „Embryonalschalen" abgegrenzten Gebilde, welche zum Teil längst die typische Differenzierung aufweisen[1]).

Wenn, durch die Ausbildung einer besonderen „Schalenfalte" das Schalenepithel auf die Außenseite des Gehäuses übergreift, was als sekundäre Komplikation sehr häufig der Fall ist, kann eine dritte Schalenschicht zu den genannten hinzukommen, die als „Periostracum" oder „Außenschicht" zu bezeichnen ist (Fig. 1*b*). Sie wird, wie das Ostracum (von dem sie sich gesondert hat) gegen den freien Rand an Dicke zunehmen, solange die Schalenfalte sich auf die Randteile beschränkt. Hüllt dieselbe das Gehäuse aber vollkommen ein, so muß sich das Periostracum wie die Perlmutterschicht verhalten, weil am Apex die Zahl der Schalenlagen dann größer als am Rande wird (Belemniten!).

Die Befestigung des Weichkörpers in der Schale erfolgt

1) Als Schalenkern ist z. B. die „Narbe" zu bezeichnen, welche man auf der Außenseite des Apex bei verschiedenen Nautiloidea gefunden und vielfach in phantastischer Weise gedeutet hat. (Vergl. z. B. Barrande 1877.)

durch die Schalenmuskeln oder Kopffußretraktoren, an deren Ansatzstelle eine Modifikation des Schalenepithels eintreten kann, wodurch auch die hier gebildeten Hypostracumteile besonderen Charakter annehmen. Dies ist gerade für die Auffassung der Cephalopodenschalen wichtig, kommt aber auch bei anderen Formen vor.

B. Über die Besonderheiten der Cephalopodenschalen.

Für die Gehäuse der Cephalopoden ist eine weitgehende Differenzierung des Hypostracums charakteristisch, welche ich hier vorbereitend erläutern möchte: Bei dieser Klasse ist, an die Kopffußretraktoren anschließend, eine ringförmige Verwachsung zwischen Schalenepithel und Schale ausgebildet, die als „Annulus" bezeichnet wird (Fig. 2*a*). An dieser Stelle wird die „Annulussubstanz" eine modifizierte Form der Perlmutter ausgeschieden, welche nach Herauslösen des Tieres als dunkler Ring aus weichem, kalkarmen Conchin zu erkennen ist. Dasselbe rückt allmählich über

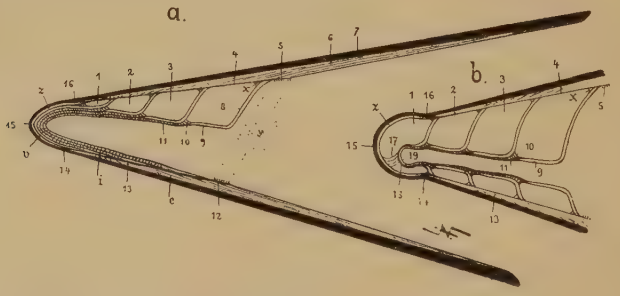


Fig. 2. Schemata zur allgemeinen Morphologie der Cephalopoden-Schale.

a) Urform, *Endoceras*-artig. Man unterscheidet zunächst die allgemeinen Teile einer Molluskenschale (vgl. Fig. 1): Apex *(15)* Ostracum *(7)* Hypostracum *(6, 4, 8, 9, 10, 11, z, 13)*. Durch die Ausbildung des Annulus *(5, 12)* und der Annulussubstanz *(12, 13)* zerfällt das Hypostracum in einen äußeren *(e)* und inneren *(i)* Teil. Dadurch, daß im inneren Teil (zunächst dorsal) die Schichten nicht dicht aneinander liegen, entsteht die Kammerung (die also nicht vom Hinterende ausgeht). Die Kammerschichten selbst differenzieren sich mit Ausnahme der Anfangskalotte (*z*) in Septen (*8*) und Siphonalduten (*v*). An letzteren unterscheidet man wieder Kalkduten (*9*) und Conchinduten (*11*). Absonderungen im Bereiche der Kammern liefern die Stützleisten (*x*) für die Septen und die Pfeiler (*10*) für die Duten. *y* Ursprung des Kopffußretraktors am Annulus.

b) Abgeleitete, aber gewöhnliche Form; *Orthoceras*-artig. Der Anfang des Sipho hat sich von der Initialcalotte (*z*) abgelöst und hängt mit derselben nur noch durch einen kräftigen Pfeiler („Prosipho", 17) zusammen.

Auch ventral treten die Luftkammern auf, so daß der Sipho nun frei durch den Binnenraum des Kegels zieht. Der Anfangsblindsack der ersten Dute (*18*) ist meist (Nautilus schließt sich darin an a an!) unverkalkt, einer Conchindute entsprechend; bei den folgenden Duten (*19*) sind solche Anfangsblindsäcke bald nicht mehr deutlich zu unterscheiden.

die davor gebildeten normalen Hypostracumlagen hinweg und trennt dieselben völlig von den dahinterliegenden, welche in eine besondere Hülle aus Annulussubstanz eingelagert erscheinen. Diese hinteren Hypostracumteile wollen wir weiterhin als „Phragmocon", die übrige Schale (ohne das Periostracum) aber als „Conothek" bezeichnen. — Zunächst müssen wir aber noch die Beziehung der Annulussubstanz zu den hintersten Schalenteilen ins Auge fassen: Als nämlich die Ausscheidung des Hypostracums begann, mußte der Annulus direkt an der primären, noch undifferenzierten Embryonalschale sitzen, so daß er hier mit dem Ostracum verbunden zu sein scheint (vgl. Fig. 2, 14, 16).

Der Phragmocon besteht nicht aus gleichmäßigen und dichtliegenden Perlmutterlagen. Dieselben sind vielmehr vom Ostracum und untereinander in bestimmter Weise gelöst, so daß Zwischenräume, mit Gas erfüllt, sogenannte „Luftkammern", entstehen. An einer Stelle bleiben sie aber miteinander verbunden und erzeugen dadurch schließlich eine verengte Röhre, den „Sipho", welcher die querstehenden „Septen" der Luftkammer zu durchbohren scheint. Die den Sipho begrenzenden Hypostracumteile heißen „Duten" und stellen die direkte Fortsetzung der Septen dar. Genau genommen liegen freilich auch die Duten nicht dicht ineinander, sondern sind (wie die Septen durch Gas) durch eine weiche oder lockere Masse mit querstehenden „Pfeilern" voneinander getrennt. Da wo die Septen an die Annulussubstanz anstoßen, verschwindet der freie Gasraum ebenfalls und wird durch distalwärts allmählich verbreiterte perlmutterartige Schalenlagen ausgefüllt, auf die das Septum selbst aufgelegt erscheint. Dies sind die „Stützleisten", deren Absonderung anscheinend schon dann erfolgt, wenn sonst statt Schalensubstanz das Gas der Kammern erzeugt wird. Pfeiler, Gas und Stützleisten könnten also mit Appellöf (1893) als morphologische Einheit („Höhlenschicht") aufgefaßt und den Septen samt Duten („Hauptschicht") gegenübergestellt werden.

Diese Betrachtungsweise ist aber kaum zutreffend. Vielmehr sind zwar bei den neugebildeten oder noch unvollständigen (papierdünnen) Septen von Nautilus die Pfeiler und Stützleisten tatsächlich durch weiche Lagen von kalkarmem Conchin verbunden, welche später unter Wasserabgabe (auf osmotischem Wege) zu dem dünnen „Kalkhäutchen" eintrocknen, das Duten und Septen auf ihrer Rückseite bekleidet und das wir „Cuticula" nennen wollen.

Der gashaltige Zwischenraum ist aber längst vorhanden dürfte also früher und ganz für sich entstehen, und von allem Anfang an seinen definitiven Inhalt aufweisen. (Bei Sepia, wo die Septen sehr dicht liegen, ist dies freilich anders; das weiche Conchin füllt dort die spätere Kammer zunächst völlig aus.) Darauf gründet sich die Hypothose Appellöfs, daß auch bei Nautilus und anderen Formen, mit typischem Phragmocon, die Luftkammern zunächst „weiches", d. h. sehr wasserhaltiges Conchin enthielten. Sie darf als definitiv widerlegt gelten. Jedenfalls aber bilden Stützleisten, Pfeilerschicht und die genannte Cuticula eine morphologische (genetische) Einheit, die dem eigentlichen Septum samt Dute einer-, dem Luftraum andererseits gegenübersteht. Die Duten selbst zeigen noch eine weitere Differenzierung: Der vordere, an die Kammersepten angrenzende Teil ist, wie diese, fest verkalkt, während der hintere, an die Pfeiler stoßende, gar nicht oder nur schwach verkalkt bleibt. Die „Kalkduten" sind wohl für Gas sehr wenig durchlässig, während dasselbe auf osmotischem Wege durch die „Conchinduten" leicht durchgeleitet werden kann, Dies ist nötig, weil unter dem starken Wasserdruck, dem die äußere Schalenwand ausgesetzt ist, immerhin etwas Luft aus den Kammern herausgelöst wird und sozusagen dauernd nachgefüllt werden muß. Die Pfeiler halten dabei den Zugang offen[1]).

Während bei den Endoceratiden die Luftkammern nur dorsal (und seitlich) ausgebildet sind (Fig. 2*a*) und der Sipho den Anfangsteil der Schale noch völlig ausfüllt, zeigen die übrigen Cephalopoden eine wesentlich stärkere Abweichung von der typischen Molluskenschale, indem der Siphoanfang nur durch einen verstärkten Pfeiler, den „Prosipho" mit der Schalenwand in Zusammenhang bleibt, sonst aber völlig von derselben abgelöst erscheint (Fig. 2*b*)

Die allgemeine Rolle des Phragmocons als eines hydrostatischen Apparates ist ohne weiteres klar, so weit diese Funktion nicht genauer ins Auge gefaßt wird. Bei näherem Zusehen ergeben sich aber auch bei dem heutigen Stand der Kenntnis große Schwierigkeiten. Die älteren Autoren, z. B. Voltz 1836, Buckland 1835, p. 631, nehmen fast durchweg an, daß der Gas-

1) Der Kuriosität halber mag hier noch die Auffassung von Riefstahl (1886) angeführt werden, welcher behauptet: „Der Phragmocon der Belemniten wächst durch Intusception". „Das nachträgliche Auseinanderrücken der Scheidewände geschieht durch Wachsen der zwischen den Ansätzen derselben liegenden Zonen der Phragmoconwand."

gehalt der Kammerschalen rasch veränderlich sei; fanden sie doch die Siphonalduten meist gegen die Luftkammern geöffnet. Noch Abel (1916, p. 168) behauptet, daß durch Ein- und Ausströmen von Wasser ein Steigen und Sinken des Tieres bewirkt werden könne; andere glauben an eine Kompression der Luft durch Anschwellen des Sipho zwischen den Duten (Einpressen von Blut). All dergleichen physiologische Regulationen sind durch die wirkliche Struktur des Sipho ausgeschlossen. (Vgl. Spirula, Fig. 28 und Nautilus, Fig. 3a.) Ein einfacher Apparat zum Steigen und Sinken ist dem Tintenfisch hier nicht gegeben; er ist daher im Allgemeinen an eine bestimmte Wassertiefe gebunden, soweit der Phragmocon die Hydrostatik bestimmt. (Von den Erscheinungen, die beim Entstehen neuer Luftkammern anzunehmen sind, werden wir später bei Behandlung von Nautilus berichten.)

Über die typischen Besonderheiten des Cephalopodenkörpers vergleiche man Cephalopoden Bd. I (Fig. 19, p. 79), sowie unten Fig. 10a und 3a dieses Buches. Man beachte die normale Körperhaltung, bei der der Schalenapex nach hinten gewandt ist, die Hinterseite also zur Bauchseite wird, sowie die natürliche Gliederung des Körpers in Kopffuß und Mantelsack bzw. einen animalen und vegetativen Hauptabschnitt.

C. Diagnose der Klasse.

Die altertümlichen Formen der Cephalopoden sind durch die geschilderten Besonderheiten der Schale eindeutig gekennzeichnet. Doch gibt es jüngere Typen unter ihnen (seit unt. Lias), bei denen dieser charakterische Apparat weitgehend verkümmert ist, so daß wir andere Merkmale für die allgemeine Diagnose suchen und dieselbe auf die Organisation der Weichteile begründen müssen. Da wir solche aber nur bei rezenten und ihnen nahestehenden Gruppen kennen, gilt das in dieser Richtung ermittelte auch nicht unbedingt für die ganze Klasse, so daß eine einheitliche Diagnose derselben, genau genommen, nicht möglich ist. Umsomehr betonen wir die Kennzeichnung durch die Urform der Schale (Fig. 2). Für die Weichteile gilt, soweit wir urteilen können, folgendes:

Cephalopoden sind Weichtiere, mit ein- oder mehrfachem Kranz von Armen um den Mund, — mit zwei, zusammen einem umgekehrten Papageischnabel vergleichbaren Kiefern, — mit großen, von den basalen Teilen bestimmter Arme umstellten oder

eingehüllten vorragenden Kamera-Augen, — mit einem die Mantelspalte verengenden „Trichterapparat", bestehend aus der dorsalen „Nackenhafte", den seitlichen „Trichtertaschen", und dem ventralen, aus zwei muskulösen Lappen dütenförmig zusammengelegten oder verwachsenen „Trichterrohr", — mit großen, dotterreichen Eiern, die sich ziemlich symmetrisch furchen und ohne Vermittlung Trochophora-artiger Larven zum jungen Tier entwickeln.

D. Zur systematischen Übersicht der Cephalopoden.

Für die systematische Einteilung der Cephalopodenklasse geben wir zunächst eine Übersicht:

1. Unterklasse: ***Tetrabranchiata*** Owen 1836. (Dieselbe soll in späteren Arbeiten monographisch behandelt werden; hier kommen nur die fossilen Vertreter der folgenden Gruppen in Betracht, die in ihrer Gesamtheit dargestellt werden).
2. Unterklasse: ***Dibranchiata*** Owen 1836.
   - I. Ordnung: ***Decapoda*** Leach 1818 oder 10-armige Tintenfische.
     - Unterordnung a) *Belemnoidea* Naef 1912 oder Belemniten-artige Tintenfische.
     - Unterordnung b) *Teuthoidea* Naef 1916 oder Kalmar-artige Tintenfische.
     - Unterordnung c) *Sepioidea* Naef 1916 oder Sepia-artige Tintenfische.
   - II. Ordnung: ***Octopoda*** Leach 1818 oder 8armige Tintenfische.
     - Unterordnung a) *Palaeoctopoda* Naef 1921 oder Paläoctopus-artige Tintenfische.
     - Unterordnung b) *Cirroteuthoidea* Berry 1920 oder Cirroteuthis-artige Tintenfische.
     - Unterordnung c) *Polypodoidea* Naef 1921 oder Octopus-artige Tintenfische.

Wir lassen bei dieser Anordnung so viel von traditionellen Gruppierungen und Benennungen stehen, als sich mit dem Bedürfnis nach einem wirklich natürlichen System irgend verträgt. Denn System heißt Ordnung und verlangt einen gewissen Konservativismus. Solange allgemeinste, der Übersicht dienliche Zusammenfassungen wie „Tetrabranchiata" nicht als wirklich unnatürlich erkannt sind, müssen sie samt ihren Bezeichnungen respektiert

werden. Anders verhält es sich mit der gewohnten Bildung der Unterordnungen, deren Namen und Abgrenzung geändert wurden, eine Maßnahme, die im Folgenden geprüft und erläutert wird.

Prinzipiell benennen wir (auch im weiteren Text) die Familien und Unterfamilien nach „typischen" Gattungen; für die größeren Gruppen geben die Nomenklaturgesetze Freiheit. Doch halten wir es für empfehlenswert, daß auch diese nach bestimmten Vertretern benannt werden, die ein für allemal maßgebend sein sollen für die Bedeutung der Benennung. Wird eine Gruppe geteilt, so verbleibt der Name ohne unnötige Störung der Tradition derjenigen Untergruppe, aus der er gezogen ist. Benennt man nach einem Merkmal, so kommt allerlei Unsinn zustande, sobald die Kenntnisse sich erweitern. Wir wissen z. B. nicht, wieviel Kiemen die allermeisten „Tetrabranchiaten" gehabt haben, wir haben „Myopsiden" (vgl. p. 30) mit Ögopsidenaugen gefunden (Spirula) und „Lioglossa" (Ceph. Bd. I, Kap. 48) mit wohlentwickelten Radulazähnen.

Wenn man einzelne Stücke für Arten, Arten für Gattungen, Gattungen für Familien in der systematischen Praxis als Typen dieser Gruppierungen bezeichnet, so hat das nicht den strengen Sinn der morphologischen Norm, sondern nur den der stabilisierten Benennung. Man würde in diesem Sinn besser von „Nominaltypen" sprechen. Doch ist solche üblich gewordene Praxis den morphologischen Grundsätzen offenbar gemäß und zeigt die Überlegenheit der Normierung über die bloße Registration des Bekannten.

D. Zur Gegenüberstellung der Tetra- und Dibranchiaten.

Wenn wir auch die Unterklassen Owens hier beibehalten, so muß doch hervorgehoben werden, daß nur die der Dibranchiaten auf der Einsicht in besondere Formverwandtschaften, d. h. auf einen einheitlichen und speziellen Typus begründet ist. Die Zusammenfassung der übrigen Formen als Tetrabranchiaten kann, bei Licht besehen, bloß negativ begründet werden, in dem Sinne, daß bei ihnen die Eigentümlichkeiten der Dibranchiaten nicht auftreten. Als nähere Verwandte können Typen wie Endoceras, Orthoceras, Actinoceras, Cyrtoceras, Phragmoceras, Ascoceras, Lituites, Gyroceras, Nautilus und die Ammonoiden nicht gelten; das ist eine systematisch noch unbewältigte Mannigfaltigkeit.

Doch besitzen diese Formen ein wohlerhaltenes Gehäuse, d. h. eine äußere Schale mit typischer Kammerung und schließen

sich darin wenigstens enger an den allgemeinen Klassentypus an. Dem Sinne nach wären daher die Bezeichnungen von E. Schwarz (1894) für die Unterklassen sehr viel richtiger (Ectocochlia und Endocochlia). Noch besser hätte man sie von Anfang

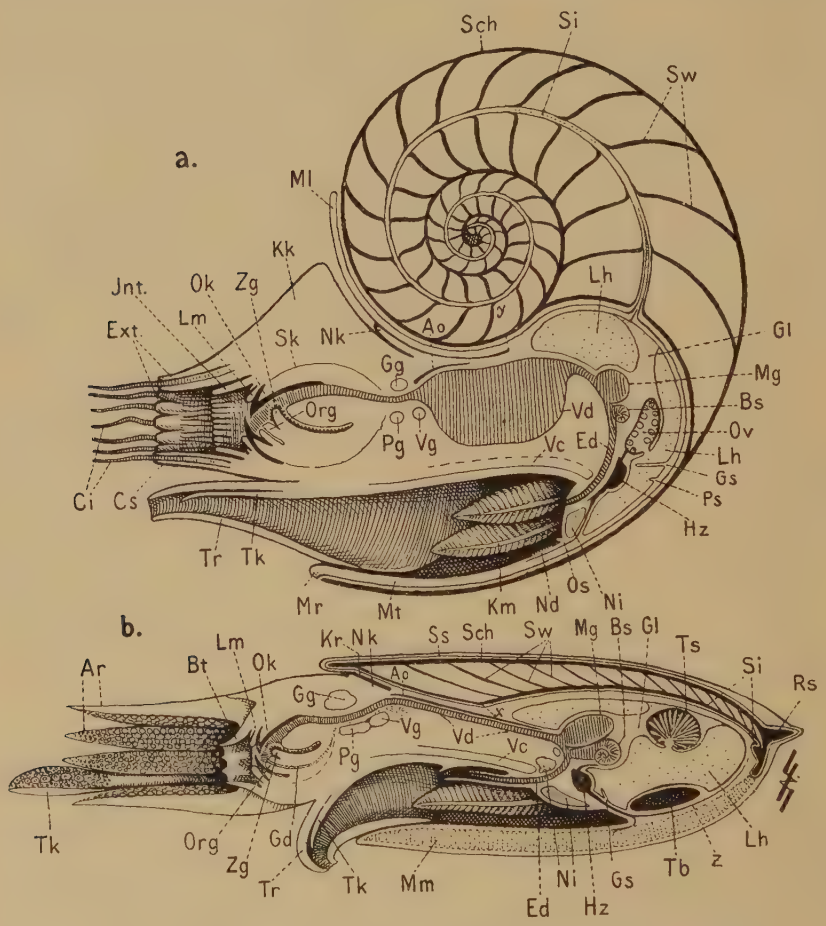


Fig. 3. Schematisierte Halbschnitte von *Nautilus* (*a*) und *Sepia* (*b*) zur Gegenüberstellung der Tetrabranchiaten- und Dibranchiatenorganisation. Man beachte 1. das Fehlen der ventralen Wohnkammerwand bei *b* und den Ersatz derselben durch den Muskelmantel (*Mm*), dem bei *a* nur die geringe Muskulatur des freien Hautmantelrandes (*Mr*) entspricht; 2. die Umhüllung der Schale durch die Schalenfalte bei *b*, welche der Außenseite ein sekundäres Schalenepithel (*Ss*) zukehrt und das ganze Gebilde in einen „Schalensack" einschließt; 3. die Verschiebung des Mantelhöhlendaches bei *b*, wodurch Afterpapille, Kiemen und Nieren (etc.) nach unten vorn gerichtet werden; 4. den Verlust der oberen Kiemen bei *b*, sowie die Umgestaltung des Armapparates, der Kammerschale etc.

Ext äußerer, *Int* innerer Amkranz, bei Sepia durch Fangarme (*Ar*, *Tk*) und Mundarme („Buccaltrichter") (*Bt*) vertreten; *Ci* Armcirren, *Cs* Cirrusscheide, zusammen

an nach typischen Vertretern (Nautilus und Sepia) genannt. Heute behalten wir die festgelegten Namen bei.

Im Folgenden beschäftigen uns nur die Dibranchiaten, die wir durch vorstehende Ausführungen zu den älteren Tetrabranchiaten in klare Beziehung setzen wollten.

Diagnose der „Tintenfische":

Dibranchiaten sind Cephalopoden, deren Schalen oder Schalenrudimente im Innern des Körpers liegen, ontogenetisch von einer „Schalenfalte" bedeckt und dadurch in einen epithelialen „Schalensack" aus primärem (innerem) und sekundärem (äußerem) Schalenepithel eingeschlossen, — bei denen die Stelle der ventralen Partie des primären Mantels und des entsprechenden Teiles der Wohnkammerwand von einer mächtigen muskulösen Platte, dem „Muskelmantel" eingenommen wird, — bei denen nur 8—10 stärkere Fangarme den Mund umstellen, die, wenigstens in der Jugend, Saugnäpfe tragen, — bei denen der Augapfel eine geschlossene Kamera, versehen mit Irisfalte und Linse, darstellt und in einer Augenhöhle eingebettet liegt, deren freier Rand sich darüber (ontogenetisch) unvollständig zum „Primärlid", oder vollständig zur „Cornea" zusammenziehen kann, — bei denen nur ein Paar von Kiemen ausgebildet wird, in deren Achse dorsal eine gesonderte „Kiemenmilz" liegt, welche dem größeren Teile ihre Länge nach am Muskelmantel durch ein „Kiemenband" befestigt ist, — bei denen das Trichterrohr in der ventralen Mittellinie durch Verwachsung beider Hälften solid geschlossen wird und im Innern teilweise von drüsigen Epithelpolstern ausgekleidet ist („Trichterdrüse"), — deren Haut typische Chromatophoren (gelbe, gelbrote, rote und braune) enthält, die einen raschen Farbwechsel er-

einen Arm bildend; *Lm* innere Lippe, von der äußeren umgeben; *Ok* Oberkiefer; *Zg* Zunge mit Radula; *Sk* Schlundkopf; *Org* Subradularorgan; *Pg* Pedal-, *Vg* Visceral-, *Gg* Cerebralganglien; *Nk* Nackenkafte, am Mantel (*Mt*) adhärierend; *Kk* Kopfkappe; *Ao* Aorta anterior; *y* Mantelfurche, dorsal; *Sch* Schale; *Si* Fleischsipho im Schalensipho; *Sw* Schalensepten; *Lh* Leibeshöhle; *Gl* Genitalligament; *Mg* Magen; *Bs* Blinddarm; *Ov* Ovarium; *Gs* Genitalseptum; *Ps* Perikardialseptum; *Hz* Herz; *Ed* Enddarm; *Vd* Vorderdarm (bei *a* zum „Kropf" entwickelt); *Vc* Vena cava; *Ni* Niere; *Os* Osphradium; *Nd* Nidamentaldrüse; *Km* Kieme, *Mt* Hautmantel, *Mr* Mantelrand; *Tk* Trichterklappe, *Tr* Trichterrohr.

Tk Tentakelarm; *Ar* „sitzende" Arme; *Bt* Buccalpfeiler; *Kr* Kragenhafte zum primären oder Hautmantel gehörig; *Ss* Schalensack; *Ts* Hode; *Si* Siphogrube, nach vorn bis zur Stelle *x* reichend; *Rs* Rostrum; *z* Art. siphonalis; *Tb* Tintenbeutel; *Mm* Muskelmantel; *Gd* Giftdrüsengang.

möglichen, — bei denen, wenigstens in der Anlage, ein Tintenbeutel mit Tintendrüse als Anhang des Enddarmes vorhanden ist.

Als wesentlichster Charakter zur Kennzeichnung der Dibranchiatennatur ist jedenfalls für uns der Muskelmantel anzusehen. Denn sein Auftreten bedeutet gegenüber den Tetrabranchiaten ein stark verschobenes Verhältnis zwischen Tier und Schale. Der Ersatz eines Teiles des schützenden Gehäuses durch ein neues, muskulöses, die Beweglichkeit außerordentlich steigerndes Organ bedeutet eine außerordentliche Mehrung des Aktionsradius und eröffnet eine Reihe von Möglichkeiten zur weiteren Umgestaltung im gleichen Sinne, wie dies bei den einzelnen Untergruppen gezeigt werden soll. — Sein Ursprung drückt sich klar in der Entwicklung aus: Embryonal ist der erste Ort seiner Befestigung (Fig. 10, 60), stets der freie Rand des Schulps (bzw. des Schalensackes). Später kommen die verschiedensten Verschiebungen vor (Fig. 7).

Der Muskelmantel ist daher als ein Differenzierungsprodukt der Unterhaut am Rand des primären Mantels (d. h. des typischen oder Hautmantels der Tetrabranchiaten) zu betrachten[1]) (Fig. 3) und bedeutet eine weitgehende Umgestaltung und Leistungssteigerung des Bewegungsapparates: Durch seine Kontraktionen verengt oder erweitert sich die Mantelhöhle rythmisch und ununterbrochen, indem bald die zirkulären, bald die radialen Fasersyteme sich zusammen ziehen. Dadurch wird Wasser eingesaugt oder ausgestoßen und in der Ruhe wenigstens die Atmung unterhalten. Bei stärkerer Tätigkeit führen diese Pulsationen durch Vermittlung des Trichterapparates zur Ortsbewegung.

Der Trichterapparat nimmt ja die offene Mantelspalte ein und verengt dieselbe in sehr eigenartiger Weise. Er besteht typischerweise aus 4 Teilen, nämlich: 1. der dorsalen Nackenhafte, die an einer glatten Fläche des primären Mantels, der „Kragenhafte" (Fig. 3 b) adhäriert und einen hermetischen Verschluß darstellt, 2. dem ventralen Trichterrohr, durch welches das Wasser bei Verengerung der Mantelhöhle ausgestoßen wird, 3. den beiden seitlichen Trichtertaschen, die sich dabei blähen und als

1) Er ist demselben also keineswegs in toto homolog, wie ich schon 1913 (p. 388) dargetan habe. Der Hautmantel erhält sich in Resten an verschiedenen Stellen ebenfalls, wenigstens bei den Dekapoden (vgl. z. B. Fig. 58), insbesondere am Nacken, wo deren Schale ja bis zum Mantelrande stehen bleibt (Fig. 10).

Taschenventile die Mantelspalte verschließen (Fig. 61). Bei der Erweiterung der Mantelhöhle legen sie sich an den Körper an und ermöglichen so den raschen Eintritt des Wassers. Zur rhythmischen Verengerung des Manteltrichterraumes wirken verschiedene Faktoren mit: 1. Die Kontraktion der geblähten Taschen und des im hinteren Teile ähnlich wirkenden Trichterrohres die sich von vorn her verengen, 2. die Retraktion des ganzen Kopffußes in den Mantelsack hinein durch die mächtigen Schalenmuskeln bzw. Kopffußretraktoren[1]) (Fig. 1a und 2a), 3. die Zusammenziehung des Muskelmantels selbst. Indem diese Faktoren bei den Dibranchiaten rhythmisch zusammenwirken, kommt eine sehr beträchtliche Leistung zustande: Einige Formen bewegen sich mit solcher Kraft, daß sie sich klafterweit, wie fliegende Fische („flying Squid"), über die Meeresoberfläche emporschnellen können. Bei den Tetrabranchiaten kommt die Tätigkeit des Muskelmantels nicht in Frage. Ihr geräumiger Trichterapparat und die mächtigen Retraktoren sind allein aktiv und die Wirkung entsprechend unvollständig zu denken. Auch bei den Dibranchiaten kann die Funktionsweise dieses Apparates vereinfacht werden, indem z. B. der Mantel fester mit dem Trichterapparat verbunden wird. Hand in Hand damit kann eine Steigerung der Manteldicke und eine Versenkung des Trichterrohrs gegen die Körperaxe stattfinden, wodurch die treibende Kraft in die Bewegungsaxe eingestellt (zentriert) wird (vgl. Cephalopoden, Bd. I., Kap. 32).

Besondere Muskeln erlauben, das Trichterrohr nach verschiedenen Richtungen zu wenden, wodurch immer ein Rückstoß des zusammengepreßten Wassers, entgegengesetzt der Öffnung, erfolgt. Das Tier kann vermöge dieser Einrichtungen also auch vorwärts schwimmen und sich seitwärts wenden. Für feinere Bewegungen wirken die Flossen mit, insbesondere als Höhensteuer, ebenso die zusammengelegten Arme, die z. T. besondere Schwimmsäume tragen.

Die Entstehung des Muskelmantels bei dem Vorfahren der Dibranchiaten (Fig. 10*a*) muß im Zusammenhang mit der Umwachsung der Schale stattgefunden haben. Schalenfalte und primärer oder Hautmantel hängen ja am Schalenrand zusammen. Doch läßt sich natürlich nicht feststellen, in welchem Tempo die

1) Die Adhäsionsverbindung am Nacken sowie (bei den Dekapoden) die ähnlichen Trichter- und entgegenstehenden Mantelhaften, wirken hierbei als Gleitschlitten. (Fig. 40 und 64.)

beiden Vorgänge nebeneinander hergingen, da keine vermittelnden Formen vorliegen. Durch die fortschreitende Entwicklung und den Verschluß der Schalenfalte am Ende der Kegelschale wurde dieselbe völlig in einen Sack, gebildet aus primärem und sekundärem Schalenepithel, eingehüllt (p. 13), ein Prozeß, der sich in der Entwicklung jedes rezenten Dibranchiaten abgespielt. Freilich wird dabei der „Schalensack" schon vor Ausbildung der eigentlichen Schale verschlossen, so daß diese als äußere überhaupt nicht mehr auftritt, sondern im Innern des Schalensackes entsteht (Fig. 60).

Durch die Einhüllung der erhalten gebliebenen Schalenteile werden dieselben in den Wirkungsbereich des Chromatophorenapparates einbezogen, der, ebenso, wie der Tintenbeutel, eine typische, spezifische und zwar aktive Schutzeinrichtung der Dibranchiaten darstellt.

Als ein Produkt des Muskelmantels könnten nach gewohnter Lage und ihrem ganzen Bau auch die Flossen gedeutet werden. Die Entwicklungsgeschichte ergibt aber, daß sie als Differenzierungen der Unterhaut im Bereich der Schalenfalte aufzufassen sind (vgl. darüber p. 32 und Fig. 7).

Muskelmantel, innere Schale, Flossen, Tintenbeutel, Chromatophoren, Saugnäpfe, solides Trichterrohr geben dem Tier einen Aktionsradius, der in Verbindung mit hoch entwickelten Kameraaugen die Dibranchiaten als einzige Wirbellose zum offenen Konkurrenzkampf mit den Wirbeltieren befähigt hat. Sie machen die Kammerschnecke zum Tintenfisch! Die weitere Metamorphose dieses Organisationstypus werden wir hier zu verfolgen haben. Sie liegt auf der Linie der Befreiung von passiven und der Ausbildung der aktiven Waffen im Kampf ums Dasein.

Von den Vorläufern der Dibranchiaten haben wir keine direkte Kenntnis. Sie sind unter den Orthoceratiden zu suchen, mit denen der Phragmoconus der ältesten Belemnoiden durchaus übereinstimmt. Als Kennzeichen einer Annäherung an die Tintenfische müßte man bei bestimmten Orthoceren das Zurücktreten der ventralen Schalenwand in Verbindung mit einem ventralständigen Sipho und den Andeutungen eines Periostracums auf der Außenseite der Schale sehen. Das erste und zweite Moment hat G. Steinmann (1910, p. 120) sehr richtig hervorgehoben und bei *Orthoceras pleurotomum* Barr. aus dem böhm. Obersilur nachgewiesen. Von einem für bestimmte Arten begründeten Abstammungsverhältnis kann aber einstweilen nicht gesprochen werden.

Ein Formelement der Dibranchiatenorganisation, das für fossile Erhaltung befähigt ist, stellen die Kiefer dar. In der Tat sind solche Gebilde in größerer Zahl beschrieben und insbesondere den Belemniten zugehörig erachtet worden. Was mir aber an solchem „Rhyncholithen" bekannt geworden ist (vgl. Till 1907, 1909), gehört durchweg zu den Tetrabranchiaten, (Über die Gestalt der Dibranchiatenkiefer vgl. man Cephalopoden, Bd. I., Taf. 17 und 18, sowie unten Fig. 42.)

F. Über den Gegensatz der Oktopoden und Dekapoden.

Innerhalb der Dibranchiaten unterscheiden wir nach Leach (1818) die Ordnungen der Oktopoden und Dekapoden. Diese völlig

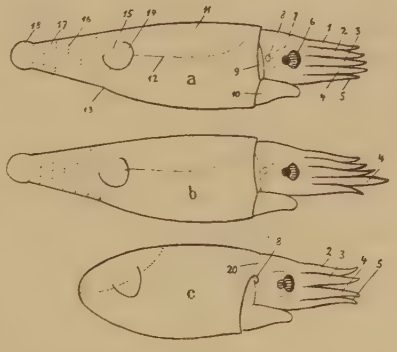


Fig. 4. Zur Erläuterung des Gegensatzes zwischen Oktopoden und Dekapoden. — Schematische Darstellung dreier Jugendstadien, typische Verhältnisse darstellend: a) Ur-Dibranchiat, b) Dekapode, c) Oktopode. Den Ur-Dibranchiaten sind fünf Paare gleichartiger Arme, den Dekapoden mehr oder weniger ausgesprochen differenzierte Tentakelarme, den Oktopoden nur die vier ventralen Armpaare, ohne Differenzierung, zuzuschreiben. Keineswegs fehlen den Oktopoden die Tentakelarme! (Vergl. die Tafeln zum 2. Bd. der Cephalopoden, sowie unten, p. 27.)

Die Dekapoden zeigen zum Teil die typischen Schalenverhältnisse der Dibranchiaten unverändert und erlauben so den Anschluß an Orthoceras Die Oktopoden weisen im erwachsenen Zustand höchstens ein plattenförmiges Rudiment der inneren Schale auf, welches den dorsalen hinteren Teil des Mantelsackes stützt. Deutliche Reste eines Phragmocons sind nicht vorhanden. Schon der Embryo zeigt nicht mehr als die Anlage zu einer rud. Schale dieser Art.

scharf geschiedenen und durchaus natürlichen Gruppen interessieren uns nicht in gleichem Maße, denn die Oktopoden sind fossil nur sehr spärlich bekannt. Dagegen besitzen die Dekapoden sehr zahlreiche und bedeutsame fossile Vertreter, die uns hier besonders beschäftigen müssen. Zunächst die allgemeine Diagnose:

Dekapoden sind Dibranchiaten mit 10 Fangarmen, von denen das vierte Paar, von oben gezählt, mehr oder weniger umgestaltet ist („Tentakelarme"), nämlich durch Verlängerung des basalen napflosen Teiles zum „Tentakelstiel" und Verbreiterung des distalen, näpfetragenden, zur „Tentakelkeule", — bei denen die Öffnung der zwei- oder mehrreihig angeordneten Saugnäpfe durch einen häufig am Rande gezähnten „Horn-

ring" gestützt wird, dessen Mittelzahn sich im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung zu einem Haken umbilden kann, — bei denen die normalen Saugnäpfe durch eine tiefe Einschnürung von ihren muskulösen „Trägern" oder „Basalpolstern" geschieden sind, so daß die Verbindung nur noch durch einen dünnen „Stiel" hergestellt wird, — bei denen noch ein deutlicher Kranz von 6 — 8 kleinen Mundarmrudimenten („Buccalpfeilern"), die durch eine Hautfalte („Buccalhaut") verbunden sind, vorhanden ist („Buccaltrichter"), — bei denen die Nierenöffnungen mehr oder weniger von den Kiemenwurzeln ab- und gegen den After hin gerückt sind, — bei denen (mit Ausnahme der Cranchiiden) das Trichterrohr eine Trichterklappe enthält und mit dem Mantel jederseits durch eine längliche, teilweise verknorpelte, schüsselartige Haftscheibe von wechselnder Gestalt verbunden ist („Trichterhafte" od. „Trichterknorpel"), die nach Bau und Funktion der Nackenhafte gleicht (p. 23).

Mit dieser Diagnose vergleiche man die der Oktopoden im 5. Teil! Schon ihre Länge betont den tiefen Unterschied und den ausgesprochenen Einheitscharakter der 2. Ordnung. — Die meisten ihrer positiven Kennzeichen wären bei fossilen Formen, auch bei bester Erhaltung, nicht festzustellen und man hat daher voreilig die Unterscheidung von Oktopoden und Dekapoden auf die Armzahl begründen wollen. Das war ein höchst unglücklicher Griff: Bei den meisten fossilen Arten kennen wir die Arme überhaupt nicht und bei den anderen sind sie viel zu unvollständig erhalten, um sichere Feststellungen zu erlauben.

Wesentlich und geeignet für die Unterscheidung und Bestimmung der fossilen Formen der Oktopoden und Dekapoden ist dagegen die Bildung der Haftorgane auf den Armen, deren typischer Bau bei den beiden Ordnungen durchaus verschieden ist, wie die nebenstehende Fig. 5 erläutert. Zwar sind bei den fossilen Tintenfischen Saugnäpfe nur ganz ausnahmsweise deutlich erhalten (Fig. 85). Um so weiter sind deren Umwandlungsprodukte, nämlich Haken verbreitet und es ist äußerst wichtig, zu konstatieren: 1. daß Haken rezent nur bei Dekapoden vorkommen, 2. daß die typische Bildung des Dekapodennapfes überhaupt Voraussetzung für ihre Entstehung ist. Daraus können wir schließen, daß die fossilen Cephalopoden mit Haken durchweg zu den Dekapoden gehören, auch dann, wenn über die Armzahl nichts sicheres ausgemacht werden kann oder wenn dieselbe etwa nur acht oder

sechs zu betragen scheint. Denn auch unter lebenden Dekapoden sind Formen bekannt, die in erwachsenem Zustande nur acht, in früher Jugend nur sechs ausgebildete Arme besitzen. Das letztere ist bei allen „Ögopsiden", das erstere bei der Familie der *Octopodoteuthidae* und den Gattungen *Leachia, Chaunoteuthis* u. a. der Fall. Mittlere Stadien der postembryonalen Entwicklung von Dekapoden weisen freilich stets zehn Arme auf, von denen das vierte Paar (von

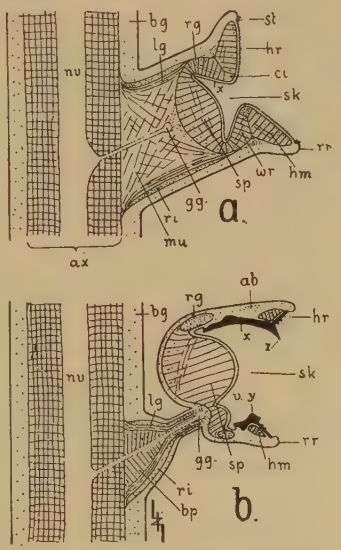


Fig. 5. Typische Saugnäpfe der Oktopoden (a) und Dekapoden (b). Schematische Längsschnitte durch je ein kleines Armstück samt ansitzendem Napf. Man erkennt in dem letzteren eine besondere Differenzierung des Unterhautbindegewebes, deren Muskulatur sich mit der muskulösen Armaxe (*ax*) verbindet und aus dem zentralen Markstrang (*nv*) derselben einen Nerv empfängt, der hinter der Saugkammer (*sk*) zu einem kleinen Ganglion (*gg*) anschwillt. An der Innenwandung der Näpfe unterscheiden wir „Randring" (*rr*), „Haftring" (*hr*), „Wandring" (*wr*) und Bodenteil (*sp*). Der letztere stellt ein muskulöses „Saugpolster" dar, ebenso ist der Haftring mit derb muskulöser Wand versehen (*hm*). Der Wandring dagegen ist nur bei Oktopoden muskulös, bei Dekapoden ist er durch eine mächtige Kutikularbildung (*x*) völlig hart geworden und im übrigen durch ein bloßes Epithel dargestellt. Bei den Oktopoden zeigt die ganze Auskleidung der Saugkammer (*x*) eine zarte, regelmäßig sich erneuernde Kutikula. Auch der Haftring ist bei den Dekapoden kräftig kutikularisiert, doch ist die Kutikula hier, wie bei den Oktopoden aus einzelnen Teilchen zusammengesetzt, die sich gegeneinander verschieben lassen, da sie nur durch eine zarte Schicht verbunden sind. Der „Träger" des Napfes differenziert sich bei den Dekapoden in „Stiel" und „Basalpolster" (*bp*) und zeigt im Inneren ein Geflecht aus sich kreuzenden Muskelfasern, an der Oberfläche eine Ringmuskelschicht (*ri*) und darunter eine aus longitudinalen Fasern bestehende (*lg*) Lage. *rg* Ringmuskulatur des Napfes, bei den Dekapoden besonders abgesetzt, *z* Zähne auf dem freien Rand des Wandrings, *y* Stützkante, *v* Vertiefung im Saugpolster, ab Muskelbündel zum Ablösen des Napfes, nämlich zum Zurückziehen des Randringes in der dorsomedialen Zone.

Man vergleiche mit meiner Darstellung die von Niemiec (1885), die hier im allgemeinen bestätigt wird.

oben) die typischen „Tentakelarme" bildet. Diese können später verloren gehen. —

Das ist aber durchaus nicht etwa bei den richtigen Oktopoden der Fall. Ihnen fehlt (vgl. Naef 1921, Cephalopoden, Bd. II, Taf. 6 und 29!) eines der dorsalen Armpaare, während die den Tentakeln entsprechenden, aber nicht besonders differenzierten latero-ventralen Arme sehr wohl ausgebildet sind. Diese unterscheiden sich auch bei früheren Jugendstadien der Dekapoden (loc.

cit. Taf. 23, Fig. 1 u. 2) oft gar nicht von den übrigen und dasselbe gilt sicher von gewissen fossilen Formen (s. unten Fig. 91).

Wenn man die typische Bildung der Saugnäpfe bei Oktopoden und Dekapoden vergleicht (Fig. 5), so erkennt man notwendig, daß die der Oktopoden einfacher gebaut, d. h. weniger differenziert sind. Eine Reihe von Teilen (Basalpolster, Stiel, Chitinring, x, Bezahnung) fehlen, bzw. treten nicht als gesonderte Bildungen auf. So können sie direkt als Ausgangsform für die Herleitung der Dekapodennäpfe dienen, wogegen die umgekehrte Auffassung keinen Sinn hat und der ontogenetischen Entwicklung widerspricht. Der Phylogenetiker wird daher sagen, die Oktopodennäpfe stellen die „primitive" Form des Dibranchiatennapfes dar (vgl. Naef, Cephalopoden, Bd. I, p. 98!). Jedenfalls erscheinen die Haftorgane der Dekapoden als beträchtlich fortgeschritten nach Komplikation und Leistungsfähigkeit: Die Differenzierung des Trägers erlaubt eine freiere Bewegung des Ganzen, die Art der Befestung von Saugpolster und Stiel bewirkt bei Befreiungsversuchen der Beute mechanisch eine Verstärkung der Saugwirkung, da das Polster durch den Stiel aus der Kammer gezerrt wird. Ebenso erspart die Stützung der Saugkammer durch den Chitinring bei Dekapoden alle Muskelleistung dieses Teiles. Die Bezahnung des freien Randes erzeugt eine Krallenwirkung, die beim Ansaugen ebenso mühelos eintritt, und die Erhabenheiten der Haftringe verhindern das Abgleiten. Chitinring, Zähne und Höcker erscheinen als besondere Verstärkungen der auch bei Oktopoden vorhandenen feinen Kutikula. Die Mechanisierung der ganzen Wirkung tritt am besten dadurch zutage, daß man die toten Näpfe untersucht. Noch im faulenden Zustande — 24 Stunden nach dem Tode — haften dieselben bei der Berührung durch schleimige Adhäsion des Randringes und beim Wegziehen des erfaßten Objektes infolge Gegenzug des Stieles und Saugpolsters, was infolge Luft- und Wasserdruckes eine im Maße der aufgewendeten Kraft verstärkte Saugwirkung ergibt. Ähnliche Effekte treten bei Oktopoden nur sehr unvollkommen ein, so daß die Funktion der Näpfe fast völlig von der Muskeltätigkeit abhängig ist (vgl. Naef 1921, Cephalopoden, Bd. I, p. 121) und mit dem Tode aufhört.

Wie angedeutet, bedingen die Zähne des Chitinringes eine Krallenwirkung, die durch ihre Form in verschiedenem Grade gesteigert werden kann. Dies geschieht z. B. durch Verstärkung des distalen Mittelzahnes (vgl. Cephalopoden, Bd. 1, Taf. 12, Fig. 8)

Dieser kann schließlich, im Lauf der postembryonalen Entwicklung (loc. cit. p. 131) zum mächtigen Haken werden, der die Saugwirkung des einstigen Napfes aufhebt und ersetzt. Diese Entwicklung pflegt nur an einem Teil der Näpfe und Arme vor sich zu gehen und bedeutet so eine Arbeitsteilung. Zugleich verzichten nämlich die übrigen mehr oder weniger auf die Krallenfunktion und werden oft völlig zahnlos (loc. cit. p. 130—132).

Wenn wir also bei fossilen Cephalopoden an Stelle der Arme Doppelreihen von Haken finden (Fig. 68), so wissen wir, daß es sich um Dekapoden handelt, aber nicht, wie viele Arme die Tiere hatten, noch wie viel Napfreihen jeder Arm ursprünglich aufwies. Spuren der zarteren Näpfe sind hier kaum jemals deutlich erhalten! Bei der Rekonstruktion müssen wir an die Verhältnisse gewisser typischer Ögopsiden denken (Gonatiden), die auf den sechs dorsalen Armen je vier Reihen von Näpfen ausbilden, von denen weiterhin die beiden mittleren zu Haken werden. Die Ventralarme erzeugen bei diesen Formen überhaupt keine Haken, die Tentakel höchstens einzelne. Wenn ein solches Tier, etwa *Berryteuthis magister* (Berry) Naef (System 1921), fossil würde, könnten wir daran nur drei Armpaare als doppelte Hakenreihen nachweisen und erhielten somit im Petrefakt das Bild, das uns Crick (1902, 1907) und Abel (1916) von den Belemniten zeichneten. Reste, wie sie von fossilen Belemnitentieren vorliegen, erlauben aber natürlich überhaupt keine negativen Feststellungen (vgl. Crick 1902, p. 15!). Meist zeigen sie übrigens nicht einmal sechs deutliche Hakendoppelreihen. Nach Huxley (1864) kommen gelegentlich auch 6 — 7 vor.

Sollte *Acanthoteuthis speciosa* (Fig. 91) wirklich ein Belemnitentier sein, wie schon mehrfach vermutet (Münster 1830) und von Angermann (1902) wahrscheinlich gemacht ist, so kommen aber auch bei diesem mit Sicherheit zehn Arme vor. Gleiches gilt für Belemnoteuthis und Phragmoteuthis. Soweit man heute urteilen kann, haben die fossilen Belemnoiden also zehn gleichartige Arme mit je zwei Doppelreihen von Haken besessen. Ob in den Weichteilen die Differenzierung der Tentakel bereits angedeutet war, wie ich bisher angenommen habe (Naef, Cephalopoden, Bd. I, p. 110, 130), kann direkt nicht entschieden werden. Doch läßt die in diesem Punkte bestehende Übereinstimmung der von einander völlig unabhängigen rezenten (abgeleiteten) Typen (Teuthoidea und Sepioidea) solches vermuten. Jedenfalls müssen bei den ge-

meinsamen Ausgangsformen der rezenten Dekapoden differenziete Tentakelarme vorausgesetzt werden (Aulacoceratiden?).

G. Die Unterordnungen der Dekapoden.

Die Dekapoden sind von mir (1921, System) in Anlehnung an ältere Systematiker und unter Verwendung von Termini, die früher zum Teil unklaren oder ungleichen Sinn hatten, in drei natürliche und scharf unterscheidbare Unterordnungen geteilt worden, in denen rezente und fossile Formen gleichermaßen ihren Platz finden. Dabei habe ich mich in Gegensatz gestellt zu der herrschenden Praxis, die fossilen Typen gesondert zu behandeln (Zittel) und bei den rezenten die Unterordnungen von d'Orbigny (1845) anzuwenden. Dieser hatte die Dekapoden in Myopsiden und Ögopsiden eingeteilt, ein Mißgriff, der viel unfruchtbare Diskussion hervorgerufen hat. Seine Zurückweisung erfolgt, ausführlich begründet, in Bd. I, Kap. 5 der „Cephalopoden". Hier ist die künstliche Unterscheidung durch eine natürliche ersetzt worden, die auch auf die ausgestorbenen Dekapoden anwendbar ist. Als solche gelten zunächst alle Formen, die nachweislich Haken an Stelle von Saugnäpfen auf den Armen trugen.

a) Unter den ausgestorbenen Dekapoden gehören die meisten Arten und Individuen zu einem Typus, der bei den Belemniten ziemlich rein verwirklicht ist. Wir fassen die ihnen verwandten Formen als Belemnitenartige oder Belemnoidea zusammen und geben dafür folgende Diagnose: B. sind fossile Dekapoden mit wohl ausgebildetem, gestrecktem Phragmoconus am Ende des Mantelsackes, die, soweit bekannt, auf allen (10) Armen oder doch einem Teil derselben Haken an Stelle der Saugnäpfe trugen. (Die letztere Bestimmung könnte durch neue Beobachtungen für manche Vertreter aufgehoben werden. Zur Zeit gilt sie allgemein.)

Die typische Schalenform der Belemnoiden, auf die wir unsere Systematik aus guten Gründen vor allem stützen, zeigt Fig. 62. Wir unterscheiden an diesem (wie bei allen Dibranchiaten völlig innerlichen) Gebilde die typischen Schichten (Ostracum, Hypo- und Periostracum) einer Molluskenschale und die typische Kammerung der Cephalopoden. Das Periostracum ist dargestellt durch die „Scheide", die, hinten verstärkt, in das „Rostrum" ausläuft. Das Hypostracum liefert die inneren Vedickungsschichten aus Perlmuttersubstanz, als deren Differenzierungen die Kammersepten und

Siphonalduten sich darstellen. Das Ostracum umschließt mit den anliegenden Hypostracumschichten als „Conothek" den gekammerten „Phragmoconus" und setzt sich nach vorn in das zungenförmige „Proostracum" fort. Dieses ist als die dorsale Begrenzung der Wohnkammer aufzufassen, während die ventrale durch den Muskelmantel" verdrängt ist (Cephalopoden, Bd. I, Kap. 2, p. 92 — 94). Das ganze Ostracum wächst in typischer Weise am Rande weiter und zerfällt nach der Form dieses Zuwachses in die dorsale Mittelplatte, die Seitenplatten und die Ventralwand. Während die übrigen Teile vorn angebaut werden, wachsen die Seitenplatten lateral und besonders langsam zu. Aus den Zuwachslinien

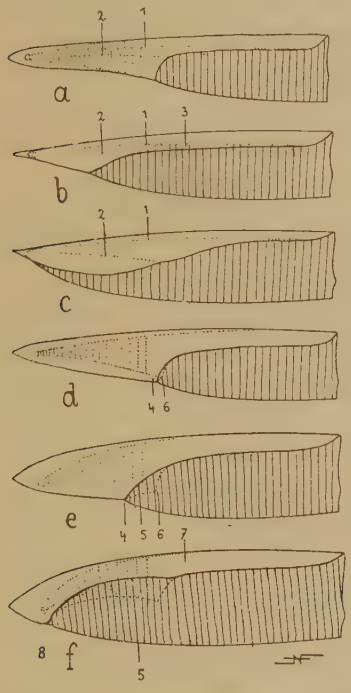


Fig. 6. Schemata zur Herleitung der Teuthoiden- und Sepioidenschulpe und zu ihrer morphologischen Gegenüberstellung

a) Urform der Dekapoden, b) der Teuthoiden, c) der Metateuthoiden, d) Belemnoide Übergangsform, e) Sepioide Übergangsform, f) Urform der Sepioiden.

Nachstehende wirkliche Gattungen sind die folgenden: *Nannobelus* Pavlus (*a*), *Paraplesioteuthis* Naef (*b*), *Palaeololigo* Naef (*c*), *Diploconus* Zittel (*d*), *Belemnosella* n. gen. (*f*). Dargestellt sind jedesmal Mantelsack und Schale; die Schale ist weiß, durchscheinend gedacht, der Muskelmantel quer gestreift. Man beachte bei den Teuthoiden (*b*, *c*) die Verkümmerung des Phragmokons, bei den Sepioiden (*e*, *f*) die Hineinschiebung seiner Mündung ins Innere des Mantelsackes und die Verlagerung des Muskelmantelursprungs auf die Scheide. *1* mediale, *2* laterale Asymptoten, *3* Seitenplatte, *4* Mantelursprung ventral, *5* ebenso dorsal (Seitenkante), *6* freier Schalenrand, *7* Proostracum.

der Conothek wird dieser Vorgang auch bei fehlendem Proostracum deutlich, wobei man erkennt, daß mehr oder weniger scharfe Längslinien die verschiedenen Zuwachszonen gegeneinander abgrenzen. Die dorsale Mittelplatte heißt nach dem Verlauf der Zuwachslinien auch „Parabolar-", die Seitenplatte „Hyperbolarfeld"; die letzteres begrenzenden Linien werden ohne Rücksicht auf den wörtlichen Sinn der Bezeichnung mediale und laterale „Asymptoten" genannt.

Der Ansatz des Muskelmantels folgt dem freiem Schalenrande, wie dies auch bei den Embryonen der rezenten Tintenfische zunächst stets der Fall ist (p. 22). Die Schale ist im übrigen von einer bloßen Hautfalte bedeckt zu denken und nicht „vom Mantel

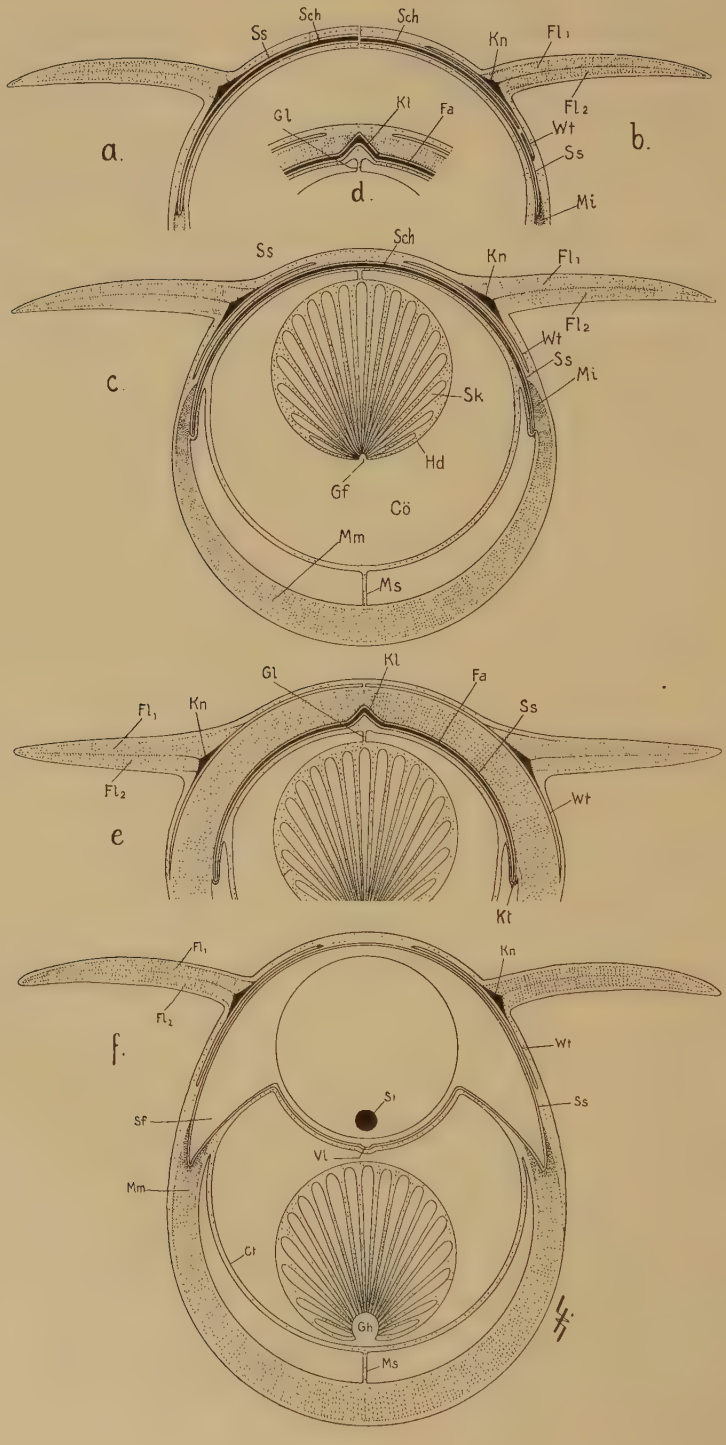
umwachsen", wie man zu sagen pflegt. Noch beim Embryo der Dibranchiaten liefert diese „Schalenfalte" in Form der Flossen muskulöse Gebilde, welche also zunächst auf der Außenseite der Schale sitzen, von der sie freilich später abrücken können (p. 36).

b) Einige fossile Dekapoden sind den lebenden Loliginiden verwandt und wurden daher durch Quenstedt 1849 mit dem Namen „Loliginiten" belegt. Wir nennen sie Kalmar-artige Tintenfische oder Teuthoidea (Teuthis, Teuthos bei Aristoteles = Kalmar). Sie unterscheiden sich von dem geschilderten Typus vor allem durch die völlige Verkümmerung des Phragmocons, der nie mehr deutliche Septen, Siphonen und Kammern aufweist und auch an Größe zugunsten des Muskelmantels (p. 24) bedeutend zurücktritt. Im übrigen kann man noch dieselben Schalenteile erkennen (Conus und Proostracum, Mittel- und Seitenplatten, Rostrum und Asymptoten), und der allgemeine Charakter dieser Teile kann noch so sehr an die Belemniten erinnern (Fig. 6 *b*), daß Kenner wie Voltz (1835, 1840) und Agassiz (1835) sie für Belemnitenreste erklärten. Gegenüber solchen „Prototeuthoidea" (z. B. Geoteuthis, Leptoteuthis, Plesioteuthis) finden wir bei Trachyteuthis, Beloteuthis und Paläololigo eine Annäherung an die rezenten Formen, deren volle Ausprägung uns die letztere Gattung (Fig. 6 *c*) veranschaulicht. Wir bezeichnen sie darum als Meso-, ihre rezenten, fortgeschrittenen Verwandten aber als Metateuthoidea (Loliginidae mit Anhang und Ögopsiden). Bei allen diesen verschmälert sich die schon bei Mesoteuthoiden vorn mehr oder minder spitze Mittelplatte zugunsten der Seitenplatten; der Conus wird noch schwächer (vielfach flach löffelförmig), und die verbreiterten Seitenplatten liefern mit dem Rest der Conothek ein blattartiges Gebilde, das als „Fahne" von der den Mittelnerv darstellenden Mittelplatte oder „Rhachis" unterschieden wird. An der Fahne unterscheidet man jederseits meist deutlich die Seitenplatte von der „Conusfahne" durch die persistierende „laterale Asymptote" (Cephalopoden, Bd. I, Kap. 4, p. 146, Fig. 62). Die Verkalkung rezenter Schulpe dieses Typus ist ganz verschwunden; bei den fossilen war sie, wenigstens zum Teil, noch erhalten; stets gilt dies wohl von den Prototeuthoidea. Die Schulpe der Teuthoidea nennt man „Gladien".

c) Ebenfalls nur wenige fossile, aber zahlreiche lebende Dekapoden gehören zur engeren Verwandtschaft der gemeinen Sepia; wir nennen sie Sepia-artige oder Sepioidea. Dieser Typus ist bis heute in seinem morphologisch-systematischen Charakter überhaupt

nicht erkannt worden und hat darum für uns besonderes Interesse. Wie der der Teuthoidea ist er aus den Belemnoidea herzuleiten, aber auf eine ganz andere Weise: Lassen wir die Scheide eines Belemnoiden (Fig. 6 *d*) besonders massig werden, so ist eine Verschiebung im Ansatz des Muskelmantels vom freien Schalenrande auf die Außenseite der Scheide denkbar, ebenso eine Zunahme der Ventralkrümmung des Phragmocons, wie sie sich schon bei den meisten Belemniten, oder dem vielleicht hier vermittelnden, aber ungenügend bekannten Diploconus (Fig. 65 u. 71) findet. Diese beiden Veränderungen der typischen Schalenform charakterisieren die fossilen Sepioidea wie die rezenten, soweit bei ihnen nicht weitere, aber anschließende (!) Um- und Rückbildungen vorliegen. Wir haben sie bei einer idealen Mittelform (Fig. 6 *e*) stärker betont, um dann (Fig. 6 *f*) das wirkliche, typische Verhalten primitiver Sepioidea (*Belemnosella*) darzustellen. Wir sehen so eine durchaus eigenartige Form von Schulp entstehen, dadurch gekennzeichnet, daß 1. der Muskelmantel auf der Außenseite der Scheide Wülste und Kanten für seinen Ansatz erzeugt, während 2. die Schalenöffnung, d. h. der freie Schalenrand in den Weichkörper wandert und dort tiefgreifende anatomische Veränderungen bewirkt (Spirula: Naef 1913, p. 454—461). Hand in Hand damit geht 3. eine sehr starke Ventralkrümmung des Phragmocons, die eine belemnoide Einfügung desselben in den Tierkörper (Fig. 6 *a*) an sich schon unmöglich machen würde. Auch dieser neue Typus bedeutet im Vergleich mit dem der Belemnoidea eine Verringerung des passiven Schalenapparates zugunsten aktiver Elemente (Muskelmantel) (p. 22) und stabilisiert außerdem das hydrostatische Gleichgewicht, da die großen Luftkammern nun in den dorsalen Körperteil gelangen. Zu den Sepioidea gehören z. B. die fossilen Gattungen *Belemnosella, Spirulirostra, Spirulirostrina* und *Belosepia,* die als Typen von ebensoviel Familien zu gelten haben, und, grosso modo, eine zu *Sepia* führende Reihe darstellen; von rezenten kommen hinzu: *Spirula, Idiosepius* und *Sepiola.* Diese Formen sind auch anatomisch enger verwandt und durch die Schalenbildung von *Spirula* mit den fossilen Sepioiden verknüpft.

Die völlige Selbständigkeit der rezenten Unterordnungen b und c ergibt die Paläontologie: Obgleich der Sepioidentypus viel jünger ist (Eocän!) als der der Teuthoiden (Lias!), hat er die angestammte Kammerschale (Phragmocon mit Prosipho, Sipho, Septen usw.) teils fast unverändert (*Spirula*), teils stark umgestaltet, aber kräftig aus-


a.
Ss
Sch
Sch
Kn
Fl1
Fl2
Wt
Ss
Mi
b.
Gl
Kl
Fa
d.
c.
Ss
Sch
Kn
Fl1
Fl2
Wt
Ss
Mi
Sk
Hd
Gf
Cö
Mm
Ms
e
Gl
Kl
Fa
Ss
Fl1
Kn
Fl2
Wt
Kt
f.
Fl1
Kn
Fl2
Wt
Ss
Sf
Si
Vl
Mm
Ct
Gh
Ms

gebildet, lufthaltig und wohl verkalkt (*Sepia*), bis heute erhalten. (Die Teuthoiden hatten die typische Kammerung schon im Lias, d. h. bei ihrem ersten beobachteten Auftreten, völlig verloren!)

H. Zur Morphologie der Beziehungen zwischen Schale und Flossen.

Für die Rekonstruktion fossiler Dekapoden ist, rein bildmäßig, aber auch ökologisch, die Flosse von großer Bedeutung. Auch sind mir eine Anzahl Petrefakte bekannt (Fig. 42 u. 52), welche dieselbe in aller Deutlichkeit erkennen lassen und darin einen interessanten Vergleich mit rezenten Typen ermöglichen. Um über die Einsetzung der Flossen bei den fossilen Dekapoden überhaupt ins Reine zu kommen, bietet aber die Entwicklungsgeschichte der lebenden die unerwartetste Handhabe. Ich kann hier allerdings meine Beobachtungen nur vorläufig mitteilen und muß auf eine spezielle Illustration derselben leider verzichten (vgl. später Cephalopoden, Bd. III, sowie z. Z. Bd. I, 1921, p. 95 und Bd. II, 1921, Taf. 2—5, 12, 15, 23, 37). Festzustellen ist vor allem Folgendes: Die Flossen der Dibranchiaten, insbesondere die der Dekapoden, sind am Grunde durch einen Knorpel gestützt. Dieser gleitet auf

Fig. 7. Zur Morphologie der Beziehung zwischen Schale (*Sch*), Schalensack (*Ss*), Muskelmantel (*Mm*), Leibeshöhle (*Cö*), Gonade (*Hd*), und Flossen (*Fl*) bei verschiedenen Dibranchiatentypen, an Querschnitten durch das Hinterende erläutert.

a) Allgemeine Ausgangsform der Dibranchiaten: Die Flossen ruhen durch den glatten Flossenknorpel (*Kn*) direkt auf der Außenseite der Schale, etwa am Übergang der Conothek ins Proostracum. (Vergl. Naef, Cephalopoden, Bd. 1, p. 95.)

b) Ideale Ausgangsform der Dekapoden: Wie embryologisch nachgewiesen werden kann, schnürt sich bei den Dekapoden der mit dem Flossengrund zusammenhängende Teil des primären Schalensackes durch einspringende Falten ab zur Flossenwurzeltasche (*Wt*), so daß das Gleitgelenk von der Schalenoberfläche abgelöst wird.

c) Diese Abschnürung wird bei den rezenten Formen vollständig, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, den Flossengrund auf andere Schalenteile (*f*) oder den Muskelmantel zu übertragen (*e*).

d) Das letztere geschieht bei den Teuthoiden (*c—d*), bei denen (im Verlauf der späteren Entwicklung, meist erst postembryonal) der Muskelmantel die Schale weitgehend umwächst, indem er den primären Ansatz am freien Schalenrand verläßt (I. Teil, p. 22) und sich dabei zwischen Flossenwurzeltasche und Schale einschiebt, dieselbe schließlich vielfach bis auf den mediodorsalen Kiel (*Kl*) oder vollständig einhüllend.

e) Letzteres wird bei der Gattung *Loligo* früh erreicht (*Kl*), so daß hier der Gladius ganz im Innern des Muskelmantelrohres liegt und die Flossen auf der Außenseite des letzteren gleiten und adhärieren, wie sonst durch besondere Hautmuskeln bewegt.

f) Bei den Sepioiden (insbesondere bei der dargestellten Spirulirostra) ist anzunehmen, daß die Seitenkanten (*Sf*) zu Trägern der Flossen werden (vergl. Fig. 8, 11, 22), von denen dieselben bei den Sepien nach vorn hin auf den Muskelmantel übergehen.

Fa Fahne des Gladius (p. 32), *Gl* Genitalligament, Fl_1 und Fl_2 obere und untere antagonistische Schichten der Flossenmuskulatur.

einer glatten Unterlage und erlaubt eine durch Muskeln bewirkte Verschiebung der ganzen Flossen, die darum nicht immer dieselbe Lage einnehmen, auch nicht am konservierten Tier, was die Morphologen und Systematiker bis jetzt übersehen haben. Das Gleiten ist ermöglicht durch eine Art Gelenk, indem die Innenfläche des Knorpels und die Unterlage einem epithelialen Spaltraum angehören, den ich als Flossengrundtasche bezeichne. Dieses Gebilde zeigt wechselnde topographische Beziehungen, indem es bald der Schale, bald dem Muskelmantel aufliegt. Letzteres Verhalten scheint das häufigere zu sein und könnte zu der Meinung führen, die Flossen seien ein Derivat des Muskelmantels. Dafür würde auch ihre feinere Struktur sprechen. Die Entwicklung ergibt aber folgendes:

Die Flossengrundtasche ist ein abgespaltener Teil des Schalensackes und ihr Epithel entstammt also dem sekundären Schalenepithel (p. 24). Dies gilt insbesondere auch von demjenigen Teil, der später durch den Flossenknorpel versteift wird und als Gleitfläche wirkt. Überhaupt ist der „morphologische Ort" der Flossenanlage die Außenseite der Schale und das Material derselben gehört zuerst dem Bindegewebe der Schalenfalte an. Die Flossen sind ja für die Dibranchiaten charakteristisch und mit der inneren Schale (vgl. Fig. 4) aufs engste verbunden.

Wenn wir uns eine Vorstellung von der morphologisch primären Beschaffenheit und Abwandlung dieser Organe machen wollen, kann es danach nur diese sein: Auf der Außenseite des Schalenkegels entstanden längsgestellte Vorsprünge, zunächt als mäßige Falten, von der Muskulatur des Unterhautbindegewebes gestützt. In dem Maße, als sie zu dauernden, geformten Gebilden wurden, wurde ihre Verbindung mit der Unterlage zugleich fester und beweglicher gestaltet. Die entstehenden Flossenknorpel glitten auf der Schale. Mindestens bei den Dekapoden[1]) schnürte sich der zugehörige Teil des Schalensackes später ab und erzeugte so die Flossenwurzeltasche, die weiterhin auch von der Schale abrücken konnte. Dies geschieht insbesondere bei den Teuthoiden, deren Muskelmantel sich zwischen Flossengrund und Schale sekundär einschiebt, aber auch bei Sepioiden (Fig. 7 *a—f*).

Für uns ist die Sache von großer Bedeutung, weil hier eine primäre Beziehung zwischen Schale und Flossen gegeben ist,

1) Oktopoden mit wohl ausgebildeten Flossen (Cirrotheuthoidea) haben embryonal noch nicht vorgelegen.

die wir auf die fossilen Schulpe anwenden können. (Man vergleiche im Einzelnen die Fig. 7, 11, 18, 25, 39, 42, 59, 61, 62, 67 usw).

Die primäre Lage der Flossen ist bei den rezenten Dekapoden das Hinterende des Mantelsackes; wo ein solcher vorhanden ist, die Außenseite des Conus. Das ist für die Rekonstruktion der fossilen Formen maßgebend, umsomehr, als einige derselben (Fig. 42 u. 43) sich ganz wie rezente Jugendstadien (Fig. 61) verhalten. Hier wie dort sind die Flossen sehr klein. Erst sekundär, meist postembryonal, wachsen sie vielfach auf den Mantelseiten nach vorn und nähern sich allmählich der Ausbildung, die wir von *Sepia* kennen (Cephalopoden, Bd. I, Taf. 1 u. 2). Diese bekannteste Dekapodenform ist aber ein höchst abgeleiteter Typus und hat die Paläontologen von jeher verführt, sich sehr verkehrte Vorstellungen von älteren (Belemniten) zu machen. Was man zur Seite der fossilen Mantelsäcke oft als Flossen gedeutet hat, sind nur ausgequetschte oder ausgefaulte Produkte der Säcke selbst (vgl. Fig. 75—76).

II. Teil:

Die *Sepioidea* oder Sepia-artigen Tintenfische.

Inhalt: A. Vorbemerkung und Diagnose (p. 38). B. Zur Einführung (p. 39). C. Die typische Organisation und Entwicklung der Sepioidea (p. 43). D. Die Familie der Belemnosidae (p. 48). E. Die Fam. der Belopteridae (p. 53). F. Die Fam. der Belosepiellidae (p. 60). G. Die Fam. der Spirulirostridae (p. 60). H. Die Fam. der Spirulidae (p. 68). I. Die Fam. der Spirulirostrinidae (p. 75). K. Die Fam. der Sepiidae (p. 79). L. Rückblick auf die fossilen Sepioidea und ihren Werdegang (p. 94).

A. Vorbemerkung.

Wenn wir diese Studien mit der paläontologisch jüngsten Gruppe einleiten, so verfolgen wir damit mehrfache Zwecke: Einmal scheint eine anschauliche Darstellung derselben besonders nötig, weil ihre Eigenart schwieriger als die anderer zu erfassen ist und daher bis heute verkannt wurde. Zweitens gehören zu ihr einige der meistgenannten und zugänglichsten Cephalopodenformen, deren morphologisches Verständnis besonders erwünscht sein muß. Drittens sind wir hier in der Lage, viel durchaus Neues zu bieten und haben dabei Gelegenheit, den Erfolg der Anwendung methodischer Grundsätze deutlich zu machen (vgl. oben, p. 4).

Diagnose.

Sepioidea sind Dekapoden, bei denen der Phragmoconus, soweit er nicht verloren gegangen ist, hinten ventral eingebogen und der freie untere Conothekrand ins Innere des Körpers hineingeschoben ist (Fig. 9—11), wobei der Muskelmantel seinen Ansatz auf die Außenseite der Scheide verlagert hat — deren Flossen am Hinterrande (Fig. 31), median nicht zur Vereinigung kommen —, deren Kiemenaxe nicht durchbohrt ist, d. h. keinen zwischen zu- und abführendem Gefäß verlaufenden

Längskanal aufweist (Fig. 36), — deren Radulazähne durchwegs nur eine einzige unscharfe Spitze zeigen.

Gegenüber den lebenden *Teuthoidea* kommen noch viele negative Kennzeichen minderer Präzision hinzu: Wohlerhaltene Schalen sind verkalkt, Halsfalten fehlen, usw. (vgl. Cephalopoden Bd. I, Kap. 38).

B. Zur Einführung.

Bevor ich die allgemeine Kennzeichnung der neuen Unterordnung und die Darstellung ihren Vertreter gebe, will ich kurz die Notwendigkeit ihrer Aufstellung beleuchten und zeigen, wie ich dazu gelangt bin. — Dies hat darum einiges Interesse, weil daraus leitende Gesichtspunkte der systematisch-morphologischen Betrachtung und deren Anwendung auf die Paläontologie zu erkennen sind.

Die Aufstellung des Sepioidentypus ist deswegen ein überraschendes Resultat systematisch-morphologischer Untersuchungen, weil die zugehörigen Formen von alters her bekannt sind und, zum Teil wenigstens, zu den meistgenannten und am besten untersuchten Formen der Klasse gehören (*Sepia, Sepiola, Spirula*). Trotzdem wird sich zeigen, daß dieselben gründlich verkannt worden sind, was teils an der methodischen Unzulänglichkeit der Betrachtung, teils an sachlichen Schwierigkeiten liegt. — Ins-

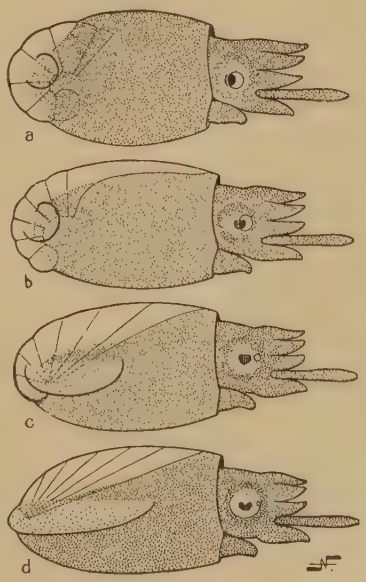


Fig. 8. Morphologische Beziehungen zwischen *Spirula* und *Sepia*. Dieselben werden ausgedrückt durch die Nebeneinanderstellung von vier Jugendstadien, der Gattungen *Spirula* (a), *Spirulirostra* (b), *Belosepia* (c) und *Sepia* (d) in schematischen Figuren. a ist ein planktonisches junges Tierchen, nach der Natur beobachtet. c ist ein entsprechender, älterer Embryo (vergl. Cephalopoden Bd. II, Taf. 19.) b und c sind Rekonstruktionen nach der in fossilen Schulpen ja mit enthaltenen Jugendschale. Man gehe bei der morphologischen Deutung von b aus, wo allein das Proostracum in typischer Form erhalten ist! — Der Muskelmantel und Kopffuß sind punktiert dargestellt, die Schalenfalte aber durchsichtig gedacht, wie sie es bei jungen Spirulen und Sepiaembryonen bei kontrahierten Chromatophoren auch ist, so daß die Schale scharf durch die dünne Haut zu sehen und ihre bedeckten, aber noch ganz oberflächlich liegenden Teile wohl zu unterscheiden sind. (Bei allen diesen Jugendformen stellt die Scheide erst einen dünnen Überzug des Phragmocons dar!)

besondere hat aber die mangelnde Kenntnis und Berücksichtigung fossiler Formen von seiten der Zoologen, der lebenden von seiten der Paläontologen ein geringes Verständnis für allgemeinste Zusammenhänge bedingt, ein Umstand, auf den hier nochmals besonders hingewiesen sei, da er ein allgemein verbreitetes Übel darstellt (p. 3). Ich erinnere zunächst nur daran, das *Sepia* bisher (siehe Riefstahl 1886) in etwas vorschneller Weise mit Belemniten verglichen wurde, während man ihre Beziehungen zu näheren fossilen Verwandten (*Spirulirostra, Beloptera*) meist völlig übersah (vgl. Lang 1900, p. 95, Fig. 107). Demgegenüber muß hier darauf hingewiesen werden, daß den klassischen Malakologen, z. B. Blainville (1825) und d'Orbigny (1839, 1841) diese Beziehungen keineswegs entgangen waren (vgl. Cephalopoden, Bd. I, Kap. 38, über *Beloptera* und *Spirulirostra*!).

Ich begann meine Untersuchungen übrigens unter Belastung mit einer Reihe weiterer falscher Voraussetzungen. Darunter war die unglücklichste die feste Zusammenfassung der sepiaähnlichen Typen mit den Loliginiden als „Myopsiden" und die Gegenüberstellung der „Ögopsiden". Erst nachdem dieser Mißgriff d'Orbignys (1845) überwunden war, konnte der richtige Faden zur Verknüpfung gefunden werden: Bei Untersuchung der Embryonalentwicklung zeigte sich zuerst, daß die Jugendschale von *Sepia* (Cephalopoden Bd. II, Taf. 20) viel engere Beziehungen zu der rezenten Gattung *Spirula* erkennen ließ, als zu den fossilen Belemnoiden (Fig. 8 a u. d!). Die Übereinstimmung besteht zunächst darin, daß der Zuwachs der Schale gleicherweise exzentrisch erfolgt, indem die dorsale Seite voraneilt. Ist nun die Schalenwölbung von Haus aus (Anfangskammer!) bedeutend (*Spirula*), so resultiert die ventrale Einkrümmung. Ist sie gering (*Sepia*), so verwischt sich dieselbe. In beiden Fällen aber ist der freie, primäre Ventralrand der Schale ins Innere des Mantelsackes gerichtet. Durch seine Flachheit und die spätere Differenzierung von Rostrum, „Wulst", „Gabel" und „Rückenplatte" ist der Sepiaschulp (vgl. p. 86) im Bilde von der Spirulaschale so verschieden, daß man die letztere mit scheinbarem Recht zu den Belemnoiden, den ersten aber neben *Loligo* stellen konnte. Immerhin ist beiden gemeinsam auch die Kammerung und Verkalkung und darin ist sicher eine prinzipielle Annäherung zu sehen. Nun ergab auch die anatomische Untersuchung von *Spirula* (vgl. Cephalopoden Bd. I, sowie Chun 1910) eine sehr aufdringliche spezielle Übereinstimmung mit *Sepia*

und ihren nächsten Verwandten (Sepioliden) und damit systematisch-morphologisch die Forderung, die Kluft auch in der Schulpbildung zu überbrücken. Denn der Gegensatz von Teilen so verwandter Tiere konnte nur ein durch Übergänge vermittelter sein. Daß dies wirklich der Fall ist, zeigt uns eben Fig. 8 b und c. Diese stellt Rekonstruktionen der jungen *Belosepia* und *Spirulirostra* dar, die so entstanden sind, daß zunächst die herausgelösten Jugendschalen (entsprechend a u. d) gezeichnet und dazu die Weichteile in typischer Form hinzugefügt wurden. Man sieht daraus, daß die Jugendformen dieser fossilen Dekapoden sich zwischen die von *Sepia* und *Spirula* einfügen. Diese beiden erscheinen so als typische Varianten einer gemeinsamen Grundform, deren wesentlichstes Kennzeichen die ventrale Einkrümmung des Phragmocons ist. Diese Form scheint bei *Spirulirostra* völlig verwirklicht zu sein. Von ihr läßt sich *Spirula* ableiten durch Unterdrückung des Proostracums und darauffolgendes Eindringen

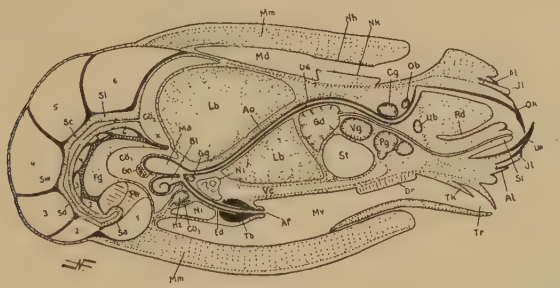


Fig. 9. Schematischer Medianschnitt durch ein Jugendstadium von *Spirula*, nach einem Präparat im Besitze C. Chuns, 1913 in Leipzig entworfen. (Vergl. auch Chun 1915, Fig. 1, Taf. 73.)

Man beachte die Bildung und Stellung der Schale im Körper, insbesondere die Lage der Mündung, welche zwischen die Eingeweide hineingeschoben ist und die Leber umfaßt, sowie den eigentümlichen Ursprung des Muskelmantels ventral und dorsal auf der Außenseite der Schalenkammern! Auffallend ist ferner das Eindringen des dorsalen Mantelhöhlenabschnittes nach hinten, über den Schalenrand hinweg, wobei ein typisches Proostracum nicht nur fehlt, sondern auch nicht mehr einzufügen wäre, ohne die Teile sehr beträchtlich umzulagern. Natürlich ist schon das bloße Vorhandensein des Muskelmantels in der dorsalen Mittellinie bei einem Dekapoden höchst abnorm. (Vergl. Fig. 10). *1—6* Luftkammern, *Ps* Prosipho, *Sa* Anfangsblindsack des Sipho, *Sd* Siphonaldute, *Sw* Schalenseptum, *Sc* Siphonalcölom, *Si* Fleischsipho, *Fg* Füllgewebe, $C\ddot{o}_1$—$C\ddot{o}_8$ Cölomabschnitte, *Go* Gonade, *x* Ventralwand der Schale, *Ma* Magen, *Bl* Blinddarm, *Hz* Herz, *Gg* Magenganglion, *Ni* Niere, *Mm* Muskelmantel, *Ed* Enddarm, *Tb* Tintenbeutel, *Af* After, *Mv* Mantelhöhle, *Vc* Vena cava, *Lb* Leber, *Ao* Aorta, *Md* dorsale Mantelhöhle, *Oe* Oesophagus, *Gd* Giftdrüse, *St* Statocyste, *Vg* Visceralganglion, *Nk* Nackenhafte, *Nh* Kragenhafte, *Cg* Cerebralganglion, *Pd* Pedalganglion, *Ob* ob. Buccalganglion, *Ub* unt. Buccalganglion, *Dr* Trichterdrüse, *Tk* Trichterklappe, *Tr* Trichterrohr, *Al* Außenlippe, *Sr* Subradularorgan, *Il* Innenlippe, *Uk* Unterkiefer, *Ok* Oberkiefer, *Rd* Radulatasche.

auch des dorsalen Schalenrandes (Fig. 27) in den Weichkörper, sowie durch stärkere Ventralkrümmung der Schale, die im Verlauf der Entwicklung zur spiraligen Aufrollung führt. *Sepia* zeigt eine Verkümmerung des Proostracums zwar ebenfalls, aber in anderer Verknüpfung. Der dorsale Schalenrand bleibt an Ort und Stelle; aber die Luftkammern rücken hier immer weiter nach vorn, bis sie denselben erreichen, so daß ein besonderes Proostracum nicht mehr Platz findet. Wenn ich ein solches bei Fig. 8c noch andeute, so ist das eine bloße Vermutung. *Belosepia* ist schon durchaus ein

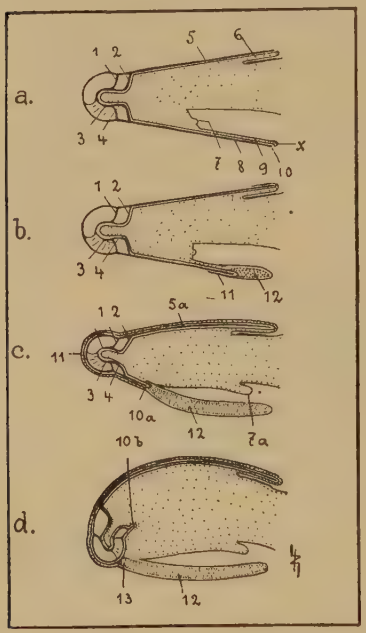


Fig. 10. Schemata zur Herleitung der Sepioidenorganisation. Es sind ideale Medianschnitte durch vier junge Cephalopoden (Mantelsäcke) mit zwei Luftkammern dargestellt.

a) Orthocerasstufe. Schale äußerlich, Mantel zart (häutig), an der Schale adhärierend. Wohnkammerwand vollständig, den Mantelsack völlig aufnehmend, Mantelhöhlendach nach vorn oben gewendet, Afterpapille dem Mantel genähert (vergl. Fig. 3a).

1 erstes, *2* zweites Septum; *3* erste, *4* zweite Dute; *5* dorsale Wohnkammerwand, *6* dorsaler Mantelteil, *7* Afterpapille, *8* ventrale Wohnkammerwand, *9* ventraler Mantelteil, *10* Schalenrand, *x* Mantelrand.

b) Übergangsstufe; hypothetisch. Der freie Mantelrand hat ventral eine muskulöse Differenzierung geliefert, die Anlage des Muskelmantels (*12*) und eine deutliche Schalenfalte (*11*) schickt sich an, die Außenseite der Schale zu überziehen, wodurch eine festere Verbindung derselben mit dem Muskelmantel möglich wird.

c) Dibranchiaten- (= Dekapoden-Belemnoiden-)stufe. Der Muskelmantel (*12*) hat die ventrale Schalenwand und den zugehörigen primären oder „Hautmantel" bis auf Reste (bei *10a*) verdrängt und dabei das Mantelhöhlendach nach hinten mitgezogen, der obere Teil desselben mit der Afterpapille (*7a*) ist dagegen nach vorn gerückt.

d) Sepioidenstufe (Spirulirostra). Der Phragmocon ist hinten ventralwärts gebogen, der freie Schalenrand in den Körper hineingedrungen, während der Muskelmantel (*12*) seine Insertion (*13*) auf die Außenwand der Schale verschoben hat.

Die Metamorphose, welche in diesen Figuren ausgedrückt ist, erscheint darum einfach und verständlich, weil noch keine Periostracumteile vorhanden sind. Solche treten erst auf späteren Stadien der Entwicklung auf, sind aber zum Verständnis der ganzen Verschiebungen mit in Betracht zu ziehen und für dieselben zum Teil bestimmend gewesen, insbesondere für den Schritt von c nach d. (Vergl. Fig. 6d, e.)

Sepiide[1]), doch mit stärkerer Betonung des allgemeinen Sepioidencharakters. Diese äußert sich in der hochgewölbten, immerhin

1) *Belosepia* ist also keineswegs eine Mittelform nach den Belemniten hin, wie Lang das auffaßte und durch eine allzu willkürliche Figur veranschaulichte (vgl. unten, p. 82).

längst nicht kugeligen Embryonalkammer, sowie in der durch diese Wölbung (p. 40) bedingten Erhaltung der Ventralkrümmung und durch den scharf in die Eingeweide einschneidenden Conothekrand der Schale. Dazu kommt der röhrenartige Anfangsteil des Sipho, der sich erst später (Fig. 32) trichterartig erweitert, während er bei *Sepia* (Cephalopoden Bd. II, Taf. 19) zwar im Jugendteil deutlich, aber doch von Anfang bloß flach grubenförmig ist.

Die Bedeutung dieser Einzelheiten ist mir klar geworden, als ich auf Sagittalschnitten durch *Spirula* (Fig. 9) mir Rechenschaft gegeben hatte von den höchst besonderen Beziehungen, die derartige Schalen zum Weichkörper gewinnen müssen.

Die weitere Vergleichung dieser Verhältnisse mit denen rezenter und fossiler Verwandter lehrte mich, daß *Spirula* eine geschlossene Gruppe von Dekapoden kennzeichnet, die zwar im Einzelnen recht verschiedenartig sind, aber doch in einer Reihe höchst merkwürdiger Züge mit ihr übereinstimmen und von anderen scharf abweichen. Zu den angedeuteten Besonderheiten der Schale und ihrer Einfügung in den Weichörper kommen nämlich noch unabhängige Merkmale, welche eine durchaus eindeutige Diagnose der *Sepioidea* erlauben.

C. Die typische Organisation und Entwicklung der *Sepioidea*.

Die rezenten Sepioiden sind (mit alleiniger Ausnahme der Sepien und Rossien, die etwas größer werden können) durchweg sehr kleine Tiere von meist wenigen Centimeter Länge und leben gewöhnlich (bis auf die *Heteroteuthinae* und *Spirula*) in der Uferzone (1—400 m tief) am Meeresboden, teils schwimmend, teils ruhend und dann in den Sand oder Schlamm eingegraben, wobei nur Augen und Trichterzugänge frei bleiben. In dieser Stellung lauern sie auf Beute, die durch Vorschnellen der Tentakelarme erhascht wird. Doch pflegen sie, meist nachts, auch auf Jagd auszuschwärmen. Diese typische Lebensweise ist nach dem, was man aus dem Bau der Schalen erschließen kann, auch für die fossilen Vertreter der Gruppe anzunehmen, die ebenfalls meist zu den sehr kleinen Dekapoden gehörten, wie wir sehen werden. Sie treten erst (p. 33) im Eocän auf und bleiben bis auf *Belosepia* sehr spärlich, sind aber vereinzelt in känozoischen marinen Litoralablagerungen weit verbreitet.

Für die Art der Entwicklung sind die bei Sepioiden stets relativ großen Eier maßgebend. Dieselben bedingen die weitgehendste Differenzierung innerhalb der Eihüllen. Die rezenten Formen pflegen daher schon beim Ausschlüpfen den erwachsenen Tieren zu gleichen (vgl. aber *Spirula*, Fig. 27). Es werden jedenfalls noch in embryonaler Zeit die für Sepioiden typischen Korrelationen zwischen Schale und Mantelsack hergestellt (Fig. 9 und 10).

Weiterhin soll die typische Organisation der erwachsenen Sepioiden dargestellt werden. Das hat die Meinung, daß wir in einem Gesamtbilde die einzelnen Charaktere, die wir als morphologisch primäre beim Vergleich der ganzen vorliegenden Mannigfaltigkeit methodisch erkannt haben, zusammentragen. Wir nennen die so konstruierte ideale Form *Protosepioides* und vermuten, daß sie der tatsächlichen Stammart im Ganzen gleiche (vgl. unten p. 49). Bei ihrer Darstellung wollen wir uns kurz fassen und verweisen vor allem auf die nebenstehende Fig. 11, sowie die zum Teil ausführlichere Behandlung in Bd. I, Kap. 38 der „Cephalopoden".

Protosepioides, d. h. die Urform (Idealform, Typus) der Sepioiden ist ein Dekapode vom allgemeinen Habitus der lebenden Gattung *Idiosepius*.

Von den Sepien unterscheidet sich dieselbe vor allem durch die Kleinheit und endständige Lage der rundlichen Flossen und die für typische Sepioiden kennzeichnende seitliche Zusammendrückung des Mantelsackes, welche durch die Schalenform bestimmt ist. Die Schale entspricht ganz der von *Belemnosella americana* (Fig. 12), soweit diese bekannt ist und müßte im Leben ein zartes, biegsames Proostracum aufweisen. Der Phragmocon ist durchaus nach Art von *Spirula* (Fig. 27, 28) gebaut zu denken, aber viel schwächer gekrümmt, kürzer, mit weniger aufgetriebener Anfangskammer und dichter stehenden Septen. Die Scheide geht nach hinten in ein massiges Rostrum über, das die Anfangsteile des Phragmoconus umschließt und dabei um die Anfangskammer eine gerundete Vorwölbung bildet, die wir als „Capitulum" bezeichnen wollen. Nach vorn wird das Periostracum langsam dünner; doch erscheint es jederseits verstärkt durch die längs verlaufenden „Seitenwülste", welche als die Ansatzstellen des Muskelmantels zu betrachten sind. Ventral davon erscheint es besonders zart, als bloße Verstärkungsschicht der Conothek, mit der zusammen wir diesen Teil als die „Ventralwand" des Schulps bezeichnen wollen.

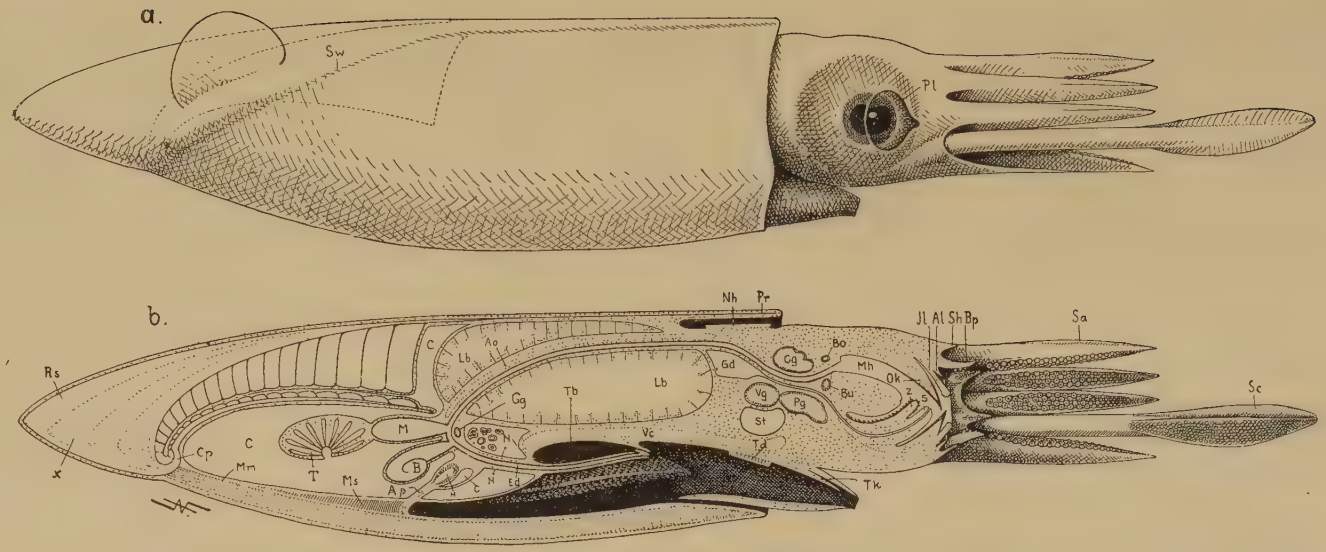


Fig. 11. Seitenansicht (*a*) und Halbschnitt (*b*) von *Protosepioides*, der hypothetischen Urform aller Sepioiden. (Etwa $^2/_1$ nat. Gr.)

Die Figur vereinigt die auf Grund des morphologischen Vergleiches als typisch angesehenen Merkmale der Sepioiden und stützt sich dabei, was die Schale anbetrifft, auf die unten zu behandelnden Fossilien, in den Weichteilen auf die rezenten Verwandten derselben (Spirula, Sepiiden, Sepioliden, Idiosepiiden). Der Erweiterung des Phragmocons ist in Wirklichkeit noch etwas stärker zu denken (Fig. 12). (Sie mußte abgeschwächt werden, um Organe in der Medianebene unterzubringen, die primär darin liegen, späterhin aber nach rechts und links ausweichen.) *Sw* Seitenwulst der Scheide zum Ansatz des Muskelmantels, *Rs* Rostrum, *x* dessen allmählich dorsalwärts abgelenkte Wachstumsachse. *Cp* Capitulum, die Anfangskammer einschließend, *Mm* Muskelmantel, *Ms* Mantelseptum, *C* Cölom, *T* Hode, *M* Magen, *B* Blinddarm, *Ap* Aorta posterior, *H* Herz, *N* Niere, *Ed* Enddarm, *Tb* Tintenbeutel, *Gg* Ganglion gastricum, *Ao* Aorta, *Lb* Leber, *Vc* Vena cava, *Gd* Giftdrüse, *St* Statocyste, *Td* Trichterdrüse, *Vg* Visceral-, *Pg* Pedal-, *Cg* Cerebral-, *Bo* oberes Buccal-, *Bu* unteres Buccal-Ganglion, *Mh* Mundhöhle, *Ok* Oberkiefer, *Z* Zunge, *S* Subradularorgan, *Nh* Nackenhafte, *Pr* Proostracum, *Il* Innenlippe, *Al* Außenlippe, *Sh* Schirmhautverbindung zwischen den Dorsalarmen, *B* Buccalpfeiler (Mundarm), *Sa* Schwimmsaum des Dorsalarmes, *Sc* Schwimmsaum der Tentakelkeule, *Tk* Trichterklappe.

Die Einfügung eines solchen Schulps in den Mantelsack kann nur so gedacht werden, daß der Phragmocon etwa die relative Lage bekommt, welche er bei der jungen *Spirula* (Fig. 9) einnimmt. Der Ansatz des Muskelmantels findet dann hinten am Capitulum statt, um über die Seitenwülste nach vorn zu laufen, bis er wieder die für Dekapoden typische Stelle, nämlich die freien Ränder des Proostracums erreicht. Damit ist die Grundlage für die Herleitung aller Sepioidenschulpe und Mantelformen gegeben. Wie tief der Gegensatz zwischen diesem Typus und dem allgemeinen der Dekapoden ist, haben wir schon früher (Fig. 11 u. 62!) hervorgehoben. Wir wollen hier die wesentlichen Momente, die denselben ausmachen, zu formulieren versuchen:

1. Der Muskelmantel hat seine Ansatzstellen vom freien Rand der Conethek auf die Außenseite des Phragmocons bzw. die denselben überziehende Scheide verschoben.

2. Dadurch werden auf dieser besondere Differenzierungen für die Befestigung der Muskulatur, wie bei den Knochen der Wirbeltiere, hervorgerufen, welche zunächst die Form einfacher Längswülste oder -leisten („Seitenkanten") annehmen.

3. Dadurch ist auch gegeben, daß die Schalenmündung (der Conothekrand) ins Innere des Eingeweidekomplexes verschoben werden muß, woselbst notwendig korrelative Veränderungen hervorgerufen werden (vgl. p. 33).

4. Der Phragmocon zeigt zwar in den Einzelheiten durchaus typische Merkmale, weist aber eine besonders im Anfang betonte ventrale Einkrümmung auf, die für die Gruppe im höchsten Maße kennzeichnend ist und mit der Verschiebung im Körper zusammenhängt.

5. Die Aufkrümmung ist ermöglicht durch die Ausbildung des massigen Rostrums, das die Anfangsteile der Kammerschale aufnimmt. Dasselbe dürfte wieder mit der benthonischen Lebensweise zusammenhängen, die eine Beschwerung des Hinterendes und eine Einrichtung für das Eingraben (p. 43) verlangt.

Diese Besonderheiten stehen untereinander im engsten Zusammenhang und es geht nicht an, die eine für die Ursache der anderen zu erklären. Vielmehr bedeuten sie in ihrer Gesamtheit eine Gleichgewichtsverschiebung der ganzen Organisation, welche in Verbindung mit einer besonderen Lebensweise neue Lebensräume eröffnet und neue Wege und Perspektiven

für weitere Umprägungen geschaffen hat (vgl. den Schluß dieses Teiles, p. 94). Hier sei nur eins hervorgehoben:

Orthoceras, die Belemniten und Teuthoiden müssen die Gleichgewichtslage beim Schwimmen und Ruhen durch Muskelanstrengung festhalten. Denn man kann nicht annehmen, daß etwa ein so geringes Übergewicht, wie die ventralständige Lage des Sipho bedingt, eine stabile Haltung (gegen Rotation) ergab. Ferner mußte, um eine wagrechte Längsstellung beim Schwimmen zu ermöglichen, der Auftrieb des Hinterendes kompensiert werden, was eine teilweise Aufhebung der primären Wirkung und also eine Verschwendung von Kräften bedeutet. Beim sepioiden Schalentypus findet eine Verlagerung des Luftgehaltes nach vorn und oben statt, welche bewirkt, daß die stabile Gleichgewichtslage und normale Haltung mehr oder weniger zusammenfallen.

Wie die analysierende Betrachtung der Zuwachslinien (Fig. 11 b) ergibt, bringt die Krümmung des Phragmocons Schwierigkeiten für das Wachstum des Rostrums mit sich: Im Verlauf der Entwicklung muß seine Spitze ja fortwährend nach unten abgedreht werden. Um dieselbe wieder in die motorische Längsaxe einzustellen, wird eine Gegenbewegung nötig; die Wachstumsaxe des Rostrums muß allmählich nach oben gewendet werden. Das kann durch exzentrischen Zuwachs geschehen, solange dasselbe kurz und von einfacher Gestalt, wie wir sie für *Protosepioides* annehmen, ist (vgl. aber Fig. 19, 23, 24). Wir wollen diese Erscheinung als die „Regulation der Längsaxe" bezeichnen (vgl. auch die Fig. 71). — Da die frühesten Stadien noch kein Rostrum besitzen (Fig. 10 d), ist schon dessen erste Anlage nicht mehr am Apex des Phragmocons gelegen, und damit die ganze Lösung des Problems erleichtert. — Über die anatomischen Veränderungen, welche durch die Verschiebung des Phragmocons hervorgerufen werden (Fig. 9), vgl. man auch Naef 1913 (p. 458). Dabei ist vor allem unvermeidlich ein tiefes Einschneiden des ventralen Schalenrandes in den Eingeweidekomplex, dessen unmittelbarste Folge die Ablösung (bzw. Durchtrennung) des typischen Genitalligamentes ist, welches die Gonade in der Gegend des Siphoeingangs (Fig. 3 a u. 62) an der Schale befestigt. Dieser Rest eines (ontogenetisch) primären Mesenteriums geht den typischen Sepioiden (Fig. 9, 11) verloren, so daß die Gonade nur noch einseitig am Magen befestigt ist.

Die typische Beschaffenheit der übrigen äußeren und inneren Weichteile und ihre primären Korrelationen sind aus Fig. 11 zu entnehmen. (Man vgl. aber nächstens die kritische Darstellung in Cephalopoden, Bd. I, Kap. 38.) Bemerkenswert ist eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit den Teuthoiden (Fig. 39) in vielen Teilen, z. B. im Armapparat, die bei dem tiefen Gegensatz in der Schalenbildung überraschen muß und nur als uraltes Erbe verständlich ist (vgl. den Schlußteil!). Z. B. ist die Differenzierung der Tentakelarme bei allen lebenden Dekapoden (Cephalopoden, Bd. I, p. 115, 119) im Gegensatz zu den Belemnoiden (Fig. 91) seltsam übereinstimmend.

Im Folgenden geben wir eine (soweit möglich) vollständige Darstellung der sepioiden Familien, Gattungen und Arten, die bei der Spärlichkeit des Materials nicht zu umfangreich ausfällt. Dabei berücksichtigen wir eine Reihe guter Beschreibungen und Abbildungen älterer Autoren, denen zwar die allgemeinen Zusammenhänge entgangen sind, während sie doch im Einzelnen wertvolle Beobachtungen lieferten (v. Koenen, Coßmann, Meyer und Aldrich). Nur die Sepiiden, mit ihren zahlreichen und zum Teil unsicheren Arten behandeln wir summarisch, da sie für die Herleitung der Gruppe belanglos sind und im Einzelnen wenig Neues bieten.

D. Die Familie der *Belemnosidae* Naef 1921. (System p. 536.)

Diagnose: Sepioidea mit geringer Krümmung des Phragmocons und wenig vortretendem Capitulum, sowie kurzem Rostrum, — bei denen die Muskelmantelursprünge an der Scheide die Form gerundeter Seitenwülste besitzen, d. h. nicht scharf kantig oder flügelartig vortreten.

Obgleich die hierher zu rechnenden Formen sicher richtige Sepioiden darstellen, gleichen sie doch in allen Punkten noch mehr als andere den älteren Belemnoidea, wie Diagnose und Fig. 12 erkennen lassen. Als nomenklatorisch maßgebend für die Familie hat die Gattung *Belemnosis* zu gelten; doch bietet die neue Gattung *Belemnosella* morphologisch-systematisch mehr primäre Verhältnisse.

1. Die Gattung *Belemnosella* nov. gen.

Unter den fossilen Sepioiden ist mir erst neuerdings eine Form bekannt geworden (Fig. 12), die in allen wesentlichen Teilen

meiner vor Jahren konstruierten Urform der Gruppe entspricht. Die auf Grund morphologischer Abstraktion gewonnene Vorstellung hat sich also in überraschendem Grade bewährt (vgl. Cephalopoden, Bd. I, Kap. 38!). Noch vor kurzem hatte ich mich durch die unten (p. 51) beschriebene *Belemnosis Cossmanni* veranlaßt gefühlt, meine Konstruktion leicht zu revidieren und in dieser direkt den ursprünglichsten Sepioden zu sehen (vgl. Naef 1921, p. 540, sowie unten Fig. 14). Die mir früher unbekannte Publikation von Meyer und Aldrich (1886) enthält aber die hier ergänzte Abbildung (Fig. 12) und kurze Charakteristik, die ich auf Grund der offensichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen morphologisch ausgedeutet habe.

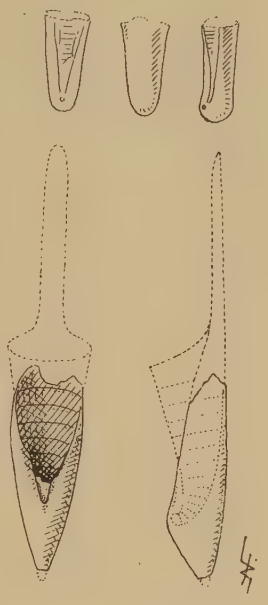


Fig. 12. *Belemnosella americana* (Meyer u. Aldrich). Nach der Originalfigur der Autoren (Taf. 2, Fig. 26 u. 26a) ergänzt. (Das von mir Rekonstruierte punktiert.) Nat. Gr. Man vergleiche Fig. 11 u. 14 und beachte die undifferenzierte Form des Capitulums, sowie des Rostrums, dessen Verlängerung und Zuspitzung, sowie die gerundeten Seitenwülste. Die kleinen Figuren über der Hauptfigur stellen *Belemnosis anomala* (p. 52) zum Vergleich dar. (Nat. Gr.)

Hierher nur eine Art, in bloß einem Exemplar bekannt, und von den Autoren als „*Belemnosis*" bestimmt, nämlich:

Belemnosella americana
(Meyer und Aldrich 1886).

Diese Form, aus dem Tertiär (Eocän) von Missoury (Wautubbee) stammend, weicht von dem typischen Verhalten der verwandten Gattung *Belemnosis* recht auffällig ab und kann nicht als Angehöriger derselben angesehen werden. Insbesondere ist die Verlängerung des Rostrums, sowie dessen Zuspitzung hervorzuheben, wodurch diese Form der „*Spirulirostra*" Szainochae (p. 50) sehr deutlich genähert wird. Ein feiner Schlitz, der vom Hinterende der Ventralwand her in das bloß angedeutete Capitulum einschneidet, verstärkt diesen Eindruck. (Ob die Form der Endspitze, die bei beiden Arten von den Autoren rekonstruiert ist, nicht noch stärker übereinstimmt? Ein beträchtlicher Unterschied braucht jedenfalls hierin nicht angenommmen zu werden.) — Die Beschreibung ist leider sehr flüchtig (p. 47): „Phragmocone rather long,

straight,[1]) with horizontal sutures. Rostrum obtusely conical below, quadrangularly flattened above".

2. Die Gattung *Spirulirostrella* Naef 1921.
(System, p. 537 und 541.)

Hierher das unten erwähnte, zuerst als *Spirulirostra* bestimmte Fossil. Sein ganzer Charakter weicht von dieser trotz allgemeiner Ähnlichkeit so stark ab, daß man es durchaus als Vertreter einer neuen Gattung ansehen muß, die zu den Belemnosiden zu stellen ist und sich an die vorige Art ziemlich eng anschließt.

Spirulirostrella Szainochae (Vojcik 1903).

Hierher „*Spirulirostra*" *Szainochae* Vojcik 1903 (1904), p. 801—803, Taf. 17, Fig. 32. Abel 1916, p. 169).

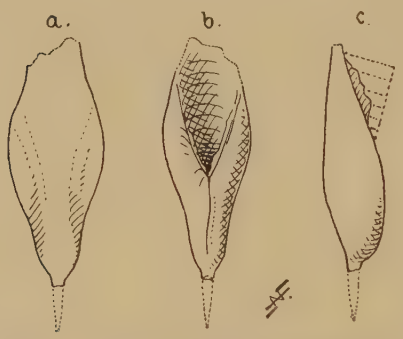


Fig. 13. *Spirulirostrella Szainochae* (Vojcik) in dorsaler (*a*), ventraler (*b*) und Seitenansicht (*c*) und natürl. Größe. Bei allen diesen ist das Rostrum (punktiert) ergänzt, bei c auch das Phragmocon andeutungsweise eingesetzt. Die Anfangskammer muß wohl ventral in der Verdickung vor dem abgebrochenen Rostrum liegen.

Es handelt sich um einen durchaus von *Spirulirostra* abweichenden Typ: Die Dorsalansicht zeigt zwar dieselbe Gesamterscheinung wie *Sp. Hoernesi* (vgl. Fig. 23), doch ist der Dorn schärfer abgesetzt vom Rest der Scheide. In der Ventralansicht erscheint der die Anfangskammer bergende Teil („Capitulum") eingedrückt und gespalten. Unteres Oligocän bei Przemysl. [Ohne neues Studium kann nichts Abschließendes über dies Fossil ausgesagt werden. Sicherlich handelt es sich um einen sonst Belemnosis-artigen Schulp mit Endstachel (?), der jedenfalls außerhalb der Sepiareihe steht.]

3. Die Gattung *Belemnosis* Edwards 1849.
(Vgl. Zittel 1885, p. 509, Fischer 1887, p. 359.)

Nächst *Belemnosella* stellt sich *Belemnosis* als die am wenigsten spezialisierte unter allen fossilen Sepioidea dar. Von genannter

1) Die Krümmung des Anfangsteils scheint den Autoren entgangen zu sein! Sie dürfte aber auch im distalen Abschnitt nicht ganz fehlen.

Gattung weicht sie nur durch die stumpfe Form des Rostrums (Fig. 14) ab. Sonst könnte auch sie ohne weiteres als Urform der ganzen Gruppe gelten (vgl. p. 49). Zwar sind die von Edwards (bzw. Sowerby) gegebenen Originalabbildungen (für *B. anomala*, p. 52) nicht derart, daß sie diese Anschauung ohne weiteres unterstützen. Das Absonderliche des betreffenden Fossils aus dem Londonthon von Highgate (Eocän) ist vielmehr so aufdringlich, daß es schon in der Artbezeichnung zum Ausdruck kam. Umso typischer ist eine neuerdings entdeckte Form, nämlich die folgende Art, beschaffen und erhalten.

a) ***Belemnosis Cossmanni*** nov. spec.

(Vgl. „*B. anomala*" Cossmann, 1895, p. 164—165, Taf. 1, Fig. 3—4, sowie Naef 1921, p. 530, 540.)

Das von Cossmann als „*B. anomala*" bestimmte Fossil stellt

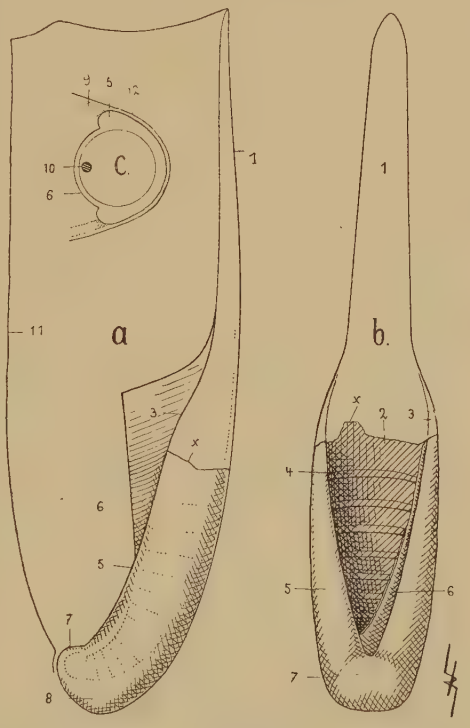


Fig. 14. *Belemnosis Cossmanni.* Nach den Angaben und Figuren Cossmanns rekonstruiert, $^2/_1$ nat. Gr. — Original in der „Collection Bourdot". Ein fossiler Sepioide, der, soweit erhalten, vom stumpfen Rostrum abgesehen, alle Eigenschaften der Urform zeigt (Fig. 6*f*). *a* Seitenansicht. Die Ventralwand (*6*) des Phragmocons, der Umriß des Mantels (*11*) sowie die über der Bruchlinie (*x*) liegenden Teile des Schulps sind rekonstruiert, die Lage des Phragmocons im Innern nach der Ansicht b und mit Verwendung der Beobachtungen der Fig. 21, p. 62 eingezeichnet. *b* Ventralansicht, im vorderen Teil ergänzt. Im hinteren Abschnitt fehlt der größte Teil der Ventralwand des Phragmocons; die Septen sind herausgebrochen. Man erkennt aber (*4*) die Ansatzstreifen derselben. *c* Idealer Querschnitt in der Nähe der Schalenöffnung. Der Ansatz des Muskelmantels (*9*) auf den wulstförmigen Differenzierungen des Periostracums (*5*) ist rekonstruiert, um die Einfügung des Schulps in den Mantelsack zu erläutern. *1* Proostracum. *2* Conothek; dorsal. *3* Randverdickungen des Proostracums am Übergang in den Conothekrand als Fortsetzung von *5*. *4* Ansatzstreifen eines Septums. *5* Wülste als Differenzierung des Periostracums zum Ansaz des Muskelmantels (*9*). *6* Ventralwand des Phragmocons (Conothek mit dünnem Periostracum); nur in Resten erhalten. *7* „Capitulum" der Scheide, die „Embryonalkammer" enthaltend. *8* Stumpfes Rostrum. *9* Muskelmantel. *10* Siphо. *11* Mantelumriß. *12* Hautüberzug.
Die erhaltenen Teile nach Cossmann (1895) Taf. 1, Fig. 3 u. 4, p. 164—165.

durchaus eine eigene Art dar. Wir verdanken dem Autor eine gute Abbildung und Beschreibung desselben, doch scheint ihm seine morphologische Eigenart entgangen zu sein. Sie tritt allerdings erst beim Versuch der Rekonstruktion (Fig. 14) deutlich hervor, während die bloß deskriptive Betrachtung nichts Auffälliges bietet. Ich zitiere das Wesentliche aus der Beschreibung Cossmanns: „Phragmocone faiblement enroulé à son extrémité post." „Dilaté en avant". „Cloisons horizontales". „Envelope cariée, triangulairement entaillée sur la paroi ventrale, où elle découvre le phragmocone presque jusqu'au sommet, bombée sur la paroi dorsale, où elle porte la trace des cloisons, munie de deux rebords obtus sur les flancs, et d'un renflement hémisphérique vis-a-vis de la dernière loge" (p. 164). „Sommet obtus, arrondi, et fraîchement carié" (p. 165).

b) ***Belemnosis anomala*** (Sowerby 1829).

Hierher u. a.: *Belemnites anomalus* Sow. 1829 (V. 6, p. 183, Taf. 59, Fig. 2); *Beloptera anomala* d'Orb. 1839 (Taf. 20, Fig. 13—15), 1845 (p. 309, Taf. 14, Fig. 8 bis 10) u. Quenst. 1849 (p. 473, Taf. 30, Fig. 41); *Belemnosis anomala* Gray 1849 (p. 158); Chenu 1859 (p. 53, Fig. 167); *B. plicata* Edwards 1849 (p. 40, Taf. 2, Fig. 3), Edwards und Wood 1877, Keferstein 1866 (p. 1439, Taf. 130, Fig. 13); Bullen 1891 (p. 289); *Spirulirostra plicata* Bullen und Harris 1894 (V. 1, p. 123); Abel 1916 (p. 158, 159). (Vgl. auch Bülow, 1920, p. 237—268.)

Nach Bullen und Harris (1894) wäre *Belemnosis anomala* nur eine korrodierte Spirulirostra. Diese Ansicht ist wohl richtig,

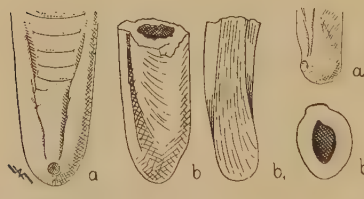


Fig 15. *a*) *Belemnosis anomala* aus dem Londonthon von Highgate (Eocän) nach Edwards 1849. *a* Ventralansicht, a_1 Seitenansicht in $^2/_1$ nat. Größe. Das Auffälligste ist die sicher postmortal erfolgte Eröffnung der Anfangskammer durch Korrosion des Capitulums (vgl. Fig. 12). *b*) *Plagioteuthis Moscoviensis* Römer und Damas 1890 (p. 361, Fig. 1, 3, 5) aus dem Oxfordien (unt. Malm) Rußlands. Angeblich ein „Spirulide" mit kurzem, geradem, stumpfem Rostrum, das dorsal in eine starke Leiste der Scheide ausläuft. *b*) Seitenansicht von rechts, b_1 Dorsalansicht, b_2 Ansicht auf die Öffnung. Der Phragmocon (wenn es sich um einen solchen handelt!) scheint gedrückt und damit müßte auch die asymetrische Deformation der „Scheide" erklärt werden, welche den Namen bestimmte. Die „Alveole" soll fast bis zum Ende reichen. Die „Scheide" ist konzentrisch geschichtet (vgl. d. Register). $^2/_1$ nat. Gr.

soweit die Korrosion und die dadurch erreichte Öffnung der Anfangskammer in Frage kommt. Auch eine weitere Verwandtschaft zu Sp. besteht ja zu Recht. Von einer Identität kann aber (auch generisch) nicht gesprochen werden, wie schon Cossmann (1895 p. 165), betont hat. Auch er gab zwar die allgemeine Verwandt-

schaft zu: „Les Belemnosis sont des Spirulirostra sans rostre, et à phragmocône moins spiral, c'est à dire un genre bien distinct; toutefois elles appartiennent à la même famille des Belopteridae".

D'Orbigny meint 1850 (Prodr. 2, p. 309), es handele sich um eine *Belopterina Levesquei.*

Eigenartig ist bei *Belemnosis anomala* die Gestaltung des Profils der Rückenlinie *(a¹)*, die fast gestreckt verläuft, um hinten plötzlich umzuwenden. Das weicht von der vorigen Art durchaus ab und setzt auch eine deutlich unterschiedene Form des Hinterkörpers voraus. Im übrigen haben wir dasselbe allgemeine Bild wie bei *B. Cossmanni.*

E. Die Familie der *Belopteridae* s. restr. Naef 1921. (System p. 536).

Diagnose: Sepiodea, deren sehr stumpfes Rostrum kolbenförmig verlängert ist und deren seitliche Muskelmantelursprünge

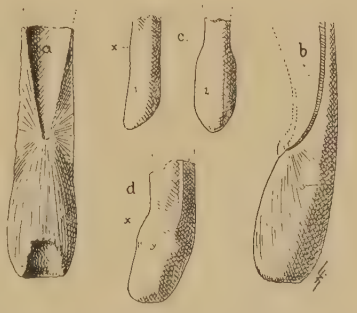


Fig. 16. Verschiedene Belopterina-artige Rostren aus dem französ. Eocän, nach Stücken der Münchener Schausammlung (bayr. Staatssammlung) in natürl. Größe. *a* Ventralansicht, *b* Seitenansicht von *B. Deshayesi* (von Chenay bei Reims). Die Ventralwand der Alveole fehlt und ist bei *b* nur andeutungsweise hinzugefügt. Man erkennt aber die Form des Phragmocons aus der Mulde, welche er in der dorsalen Partie der Scheide hinterlassen hat. Das Rostrum ist hinten-ventral verletzt, die Seitenkanten wohl erhalten und viel schärfer als bei der vorigen Art. *c*, *1* Seitenansicht, *2* Dorsalansicht von *B. puerilis* (von Héronval bei Paris). Ohne deutliche Seitenkanten. *d* Seitenansicht von *B. Levesquei* (vgl. Fig. 17). *x* Capitulum, die Anfangskammer enthaltend. *y* Einkerbung zum Übergang der Mantel-(Flossen-)Gefäße in den Muskelmantel.

stumpfe oder scharfe Längskanten oder flügelartige Verbreiterungen (Seitenflügel) darstellen.

Die seltsame Differenzierung des massigen Rostrums, die bei der Gattung *Belopteva* (s. d.) ihren Höhepunkt erreicht, läßt die Familie als einen „abgestorbenen Seitenzweig am Stamme der Sepioiden" ansehen. Jedenfalls zeigt sie zu keinem der heute herrschenden Typen nähere Beziehungen. Als kennzeichnend hat die genannte Gattung zu gelten, doch sind derselben morphologisch einige weniger spezialisierte Formen voranzustellen.

1. Die Gattung *Belopteridium* nov. gen.

Hierher Fig. 16 c, aus Pariser Grobkalk (Eocän) von Héronval als:

Belopteridium puerilis nov. spec.

Von dieser Art hat mir ein schönes kleines Stück in der bayr. Staatssammlung (Münchener Schausammlung) vorgelegen, dessen ganz unbestimmter Charakter die Einordnung bei den Belemnitiden verzeihen ließe: Die Seitenkanten (Fig. 16 c) sind völlig stumpf, setzen sich aber in dieser bloßen Andeutung fast bis zum Hinterende des Rostrums fort. Dafür verschwinden sie in der Region des Phragmocons, die dadurch auffallend verschmälert ist. Diese Abweichung von *Belopterina* ist so beträchtlich, daß ich für die Art ein besonderes Genus schaffen muß, dessen nähere Verwandtschaft mit dem folgenden freilich in die Augen springt. Es erscheint auch nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um eine Jugendform handelt. Jedenfalls mögen die Jugendstadien eines Belopterina-schulps recht ähnlich aussehen.

2. Die Gattung *Belopterina* Mun.-Chalmas 1872.

Diese kleine Gruppe schließt sich an *Belemnosis* noch in

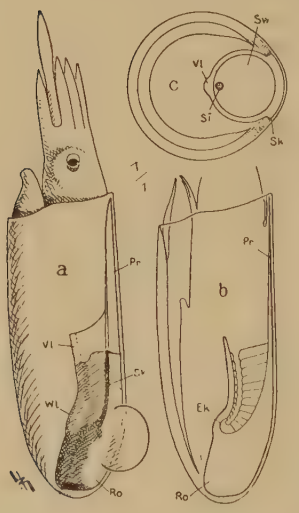


Fig. 17. *Belopterina Levesquei* (d'Orb.) rekonstruiert nach einem Stück der Münchener Staatsammlung, $^2/_1$ nat. Gr.

a Seitenansicht des plastisch ausgeführten Schulpfragmentes, das durch Umrißlinien ergänzt ist, worauf dann die Weichteile des Tieres angefügt sind. Dabei war unter Vergleich mit *Belopteva* (Fig. 19) die Ausbildung der Seitenkanten, d. h. der Muskelmantelansätze, maßgebend. Für die Anfügung der Flossen, welche die typische Sepioidenform zeigen, war der Verlauf der Flossengefäße bestimmend. Diese können nur entsprechend wie bei *Belopteva* (Fig. 18 *c*) verlaufen, wo sie deutlichere Eindrücke hinterlassen haben als bei der vorliegenden, weniger differenzierten *Belopterina*. Der Vorderkörper zeigt in der Figur die typischen Merkmale aller Sepioiden. Besonderheiten, die möglicherweise bestanden haben, können wir ja heute nicht mehr ermitteln.

b Medianschnitt durch den Hinterkörper des Tieres. Man beachte die Krümmung des Phragmocons, die Stellung des Rostrums dazu, die Vorwölbung über der Anfangskammer, dem „Capitulum" bei *Belemnosis* (p. 51) entsprechend.

c Querschnitt durch den mittleren Teil des Hinterkörpers zur Erläuterung des Muskelmantelansatzes.

Man achte auf den vermutlichen Übergang der Seitenkanten in den Rand des Proostracums und vergleiche die Fig. 14 c u. 21 d! *Pr* Proostracum, *Sk* Seitenkante, *Vl* Ventralrippe, *Wl* Capitulum, *Ro* Rostrum, *Ek* Anfangskammer, *Sw* Schalenseptum, *Si* Sipho. Eocän (Paläocän) Frankreichs (Aisne-Lamotte, Gilocourt [Oise]).

Manchem an, nähert sich aber, insbesondere in der Form des Rostrums der Gattung *Belopteva*, mit der sie ursprünglich vereinigt war. Beide zeigen eine weitere aber ungleiche Verstärkung und Differenzierung in den Kanten, welche die Seitenwülste von *Belemnosis* hier vertreten. Eocän (Palaeocän). Nominaltypus:

a) Belopterina Levesquei (d'Orb. 1839).

deren Originaldiagnose lautet: „appendicibus lateralibus parvis, linearibus" (l. c.). Die Seitenflügel der bekannteren *Belopteva belemnitoidea* (p. 56) sind also bloß in Form von Orimenten vorhanden, die in Form kantigleistenförmiger Erhebungen ihre Stelle einnehmen. Man vgl. darüber Fig. 16 u. 17.

Hierher: d'Orb. 1839, *Belopteva Levesquei*. (*Sepia* (!), Taf. 20, Fig. 10—12); 1841 (Annales, p. 19); 1846 (Pal. un., Taf. 8, Fig. 8—10); 1845 (Moll. viv. foss. p. 308, Taf. 14, Fig. 5—7); 1850 (Prodr. 2, p. 309, 338); Quenst. 1849, Taf. 30, Fig. 40, *Belopteva (Belopterina)*, Cossmann 1913, Taf. 61, Fig. 3—2; *Belopterina*, Abel 1916, p. 142, Fig. 57. Vgl. auch *Belopteva Levesquei* Deshayes 1866, Taf. 107, Fig. 1—2.

b) Belopterina Deshayesi E. Vincent 1901.

Hierher auch *Belopteva (Belopterina) Deshayesi* Cossmann 1913, Taf. 61, Fig. 2—5 und *Belopteva Levesquei* Dehayes 1866, Taf. 106, Fig. 9—10.

Fig. 16a u. b stellt eine Belopterinaform dar, die offenbar deutlich verschieden von der vorigen ist. Ich fand das dargestellte Exemplar derselben in der bayr. Staatssammlung in München (Schausammlung). An demselben ist von der Alveole nur die Rückseite erhalten, während die Ventralwand völlig fehlt. Auch hintenventral ist ein Stück abgebröckelt. Kennzeichnend ist die Form des mächtigen Rostrums von fast eiförmiger Rundung, sowie die der Seitenkanten, welche Beloptera-artig Rostrum und Phragmocon zu verbinden scheinen; sie sind auch schon deutlich verbreitert und haben das Aussehen schartiger Steinmesserklingen, ganz abweichend von *B. Levesquei*. Die allmähliche Krümmung des Phragmocons ist sehr schön zu erkennen und hängt mit der des Rostrums zusammen (vgl. auch *Belopteva Edwardsi* Deshayes 1866, Taf. 107, Fig. 3—4).

3. Die Gattung ***Belopteva*** Deshayes 1824?, Blainv. 1825.

Der Gattungsname (Blainv. 1825, p. 621, Taf. 11, im Original fälschlich 12) stammt von Deshayes und ist von Blainville anscheinend mündlich übernommen. Er bezeichnet bei B. fossile Sepioidea überhaupt, nämlich unsere Gattungen *Belosepia* und *Be-*

loptera, deren heute durch Mittelformen erläuterte Verwandtschaft also schon Blainville und Deshayes erkennbar war. Bei den einen (*Beloptera* s. str.) fällt dem ersteren die Ähnlichkeit mit Belemniten ins Auge (*B. belemnitoidea*), bei den anderen die Übereinstimmung mit Sepia (*B. sepioidea*; vgl. *Belosepia*, Fig. 33). Auch Voltz (1836) sah hier Übergangsformen von Belemniten zu Sepia. Wir schränken den Umfang der Gattung ein, nach dem Vorgang von Voltz (1840) und weiterhin Munier-Chalmas (1872). Sie schließt sich unverkennbar an *Belopterina* an, deren Seitenkanten Rostrum und Conus verbinden und hier zu flügelartigen Verbreiterungen (Fig. 18) werden (vgl. auch Zittel 1885, p. 509, Keferstein 1866, p. 1439, Fischer 1887, p. 259).

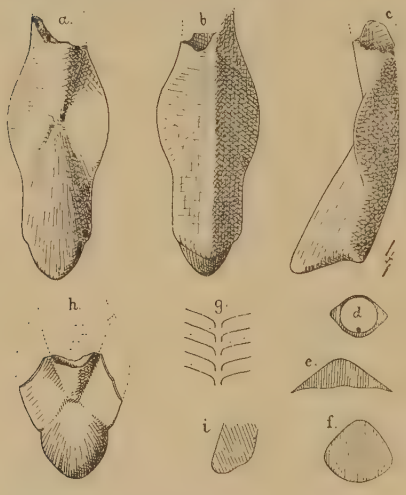


Fig. 18. Schulpe der Gattung *Beloptera*, nach Stücken der Bayr. Staatssammlung (Schausammlung) in München in nat. Gr.
a—g B. longa nov. spec. *h—i B. curta* Cossm. et Piss.
a Ventralansicht, *b* Seitenansicht, *c* Dorsalansicht, *d* Querschnitt an der Bruchstelle, *e* Querschnitt der breitesten Partie, *f* Querschnitt des Rostrums, *g* Ansicht des Phragmocons von innen (oben), *h* Ventralansicht, *i* Seitenansicht zu *h*.

Hierher noch verschiedene Arten:

a) Beloptera belemnitoidea Blv.

Beloptera belemnitoidea Blainville 1825, p. 622 (Taf. 11, Fig. 8); 1827, p. 111 (Taf. I, Fig. 3); de Sowerby 1829 (Taf. 59, Fig. 3); *Sepia parisiensis* d'Orb. 1826, 1839 (Sepia, Taf. 3, Fig. 7—9); *Beloptera belemnitoidea* d'Orb. 1841 (Annales, p. 19); 1850 (Prodr. 2, p. 309); Quenst. 1849 (Taf. 30, Fig. 88; *Beloptera belemnitoidea* Cossmann et Pissaro 1913 (Taf. 61, Fig. 3—1); *Beloptera belemnitoidea* Leriche 1906 (Taf. 9, Fig. 6); Abel 1916 (Fig. 59, p. 144).

Die von Blainville gegebene Originalabbildung stimmt überein mit den aus Lehr- und Handbüchern bekannten (p. 58 unten):

b) Beloptera curta Cossmann.

Einige der sonst zur vorigen Art gezogenen Stücke sind deutlich zu unterscheiden, was Cossmann (1896, Taf. 2, Fig. 21, Taf. 3, Fig. 9, 1913, Taf. 61, Fig. 3—4) durch Aufstellung einer neuen getan hat. Für dieselbe sind bezeichnend: a) das kurze, wenig differenzierte Rostrum, b) der stumpfe Phragmocon, c) die breiten, nahe zum Hinterende reichenden, vom Rostrum durch Einkerbungen abgesetzten Seitenflügel.

Beloptera curta scheint im franz. Eocän (Paläocän) verbreitet zu sein. Jedenfalls kommt sie nach Blainville bei Paris vor; ich selbst sah Stücke von Beauves (Oise) und Néhou (Manche).

Von dieser Art ist eine bereits bekannte Form wohl zu unterscheiden und ich will sie hier mit einem besonderen Namen belegen:

c) Beloptera longa nov. spec.

Hierher zunächst nur das Originalstück der Fig. 18 a—g und 19 vielleicht auch frühere, mir z. Z. nicht unterscheidbaren Angaben

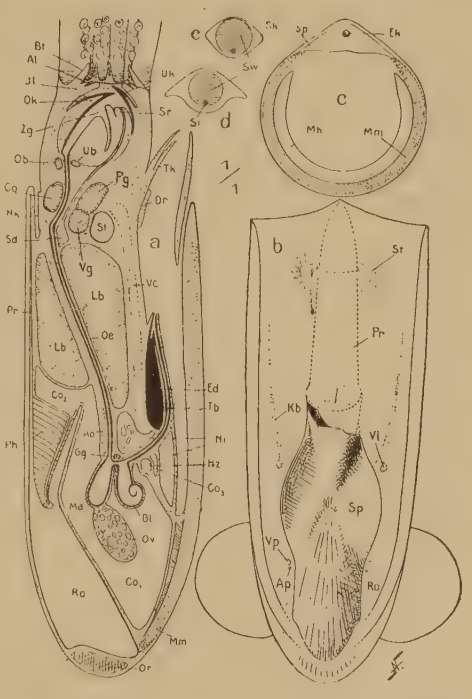


Fig. 19. *Beloptera longa*, rekonstruiert nach einem Stück der Münchener Schausammlung (Bayr. Staatssammlung) in natürl. Größe. *a* Medianschnitt. *b* Ventralansicht des durch punktierte Umrißlinien ergänzten Fragmentes, in die Weichteile (Mantelsitus) eingezeichnet. *c* Querschnitt, zur Demonstration der Seitenflügel auf ihrer größten Breite und des Ansatzes des Muskelmantels. *d* Querschnitt etwa in der Mitte des Phragmocons. *e* Querschnitt am Vorderende des Phragmocons, bzw. des vorliegenden Fragments davon. Man beachte die Verbindung von Phragmocon und Rostrum, die Bildung der Phragmoconscheide, den Ansatz der Seitenflügel an beiden, die Stellung der Schalenmündung im Weichkörper, die nach vorn abnehmende Krümmung des Phragmocons, die spezielle Form des Rostrums, die Stelle des vermutlichen „Terminalorgans", den Übergang der Mantelgefäße zum Mantel (vgl. Fig. 18 b) und die anzunehmende Lage der Stellarganglien! *Bt* Buccaltrichter, *Al* Außenlippe, *Il* Innenlippe, *Ok* Oberkiefer, *Zg* Zunge, *Ob* oberes Buccalganglion, *Ub* unteres Buccalganglion, *Cg* Cerebralganglion, *Nk* Nackenhafte, *Sd* Gift-(„Speichel")-drüse, *Pr* Proostracum (könnte auch schmäler sein!), *Ph* Phragmocon, *Or* Terminalorgan (hypothetisch!), *Mm* Muskelmantel, *Hz* Herz, *Ni* Niere, *Tb* Tintenbeutel, *Ed* Enddarm, *Ro* Rostrum, $C\ddot{o}_1$, $C\ddot{o}_2$, $C\ddot{o}_3$ Cölomabschnitte, *Ov* Ovarium, *Bl* Blinddarm, *Ma* Magen, *Gg* Magenganglion, *Ao* Aorta, *Lb* Leber, *Oe* Ösophagus, *Vc* Vena cava, *Vg* Visceralganglion, *St* Statocyste, *Pg* Pedalganglion, *Dr* Trichterdrüse, *Tk* Trichterklappe, *Sr* Subradularganglion, *Uk* Unterkiefer, *Si* Sipho, *Sw* Schalensepten, *Sk* Seitenkanten, *Sp* Seitenflügel, *Ek* Anfangskammer, *Mh* Mantelhöhle, *Mm* Muskelmantel, *St* Stellarganglien, *Pr* Proostracum, *Kb* Kiemenband (Ansatz am Mantel), *Vl* Vena pall. lat. (Eintritt zum Mantel, *Vp* Vena pallialis post. (ibid.), *Ap* Art. pall. post. Vgl. auch Cephalopoden, Bd. I, Textfig. 265 und Erklärung!

unter a). Man vgl. z. B. den Medianschnitt bei Edwards und Wood 1877, Taf. 2, Fig. 1!

Meinen Abbildungen liegt ein außerordentlich wohlerhaltenes Exemplar zugrunde, das von Bois Gouet bei Nantes stammt. Dasselbe unterscheidet sich von *B. belemnitoidea* a) durch längeres, differenzierteres, ausgesprochen stiefelförmiges Rostrum, b) durch den schlankeren wohl auch längeren Phragmocon, c) durch schmalere Flügel, die anscheinend allmählich zum Rostrum und der Phragmoconscheide auslaufen. Die Rückenseite ist ausgesprochen dachartig, mit medianer Längskante; die Flügel sind scharfrandig.

An dieser Stelle darf die Vermutung nicht zurückgehalten werden, daß *B. curta* und *longa* als Weibchen und Männchen einer Art gelten könnten. Soweit nur die allgemeinen Proportionen in Frage kommen, entspräche dies den Beobachtungen, die an rezenten Sepiaschulpen zu machen sind (s. d.), wo die Weibchen mehr oder weniger stark verbreiterte Seitenteile aufweisen und auch im Wulst-(Phragmocon-)teil gedrungener erscheinen. Doch beschränken sich ja die Verschiedenheiten hier nicht auf das Längenbreitenverhältnis und müssen darum als Artkennzeichen gelten.

Einige der beschriebenen bzw. abgebildeten Belopteraexemplare sind artlich nicht sicher bestimmbar. Dies gilt z. B. von *B. postera* v. Koenen 1892 (Taf. 101, Fig. 12a—c, p. 1414). Dieses Stück ist sehr unvollständig, berechtigt jedenfalls nicht zur Aufstellung einer neuen Art. Es konnte im Berliner Museum f. Naturk. nachgesehen werden: Conus und Flügel sind abgebrochen; nur das Rostrum mit dem Anfang der Alveole ist erhalten. Diese Teile zeigen den Charakter einer *B. belemnitoidea* (Fundort: Westeregeln bei Magdeburg).

Die meist auf Deshayes[1]) 1824 (?) (Taf. 100, Fig. 4—6) zurückgehenden Figuren in Lehr- und Handbüchern (Chenu 1859, p. 51, Fig. 163; Zittel 1885, p. 509, Fig. 700; Keferstein 1866, Taf. 130, Fig. 17, 18; Fischer 1887, Taf. 2, Fig. 7) sind mit Sicherheit *Beloptera belemnitoidea* zuzuschreiben. (Vgl. auch Guettard 1783, v. 5 (Taf. 2, Fig. 11—12), d'Orbigny 1839 (*Sepia*, Taf. 24, Fig. 12) und 1845 (Taf. 14, Fig. 1—3), Cossmann 1892 (Cat. Eoc. p. 12), Bullen und Harris 1895 (p. 122), Cossmann 1855 (Loire inf. p. 165, Taf. 1, Fig. 1—2), Cossmann und Pissaro 1900 (p. 5, Taf. 1, Fig. 4), 1903 (suppl. p. 67, Taf. 14, Fig. 1), Abel 1916 (p. 144, Fig. 58), v. Bülow 1920 (p. 235—237).

1) Deshayes schreibt die Art Blainville zu, dessen Publikation erst 1825 datiert ist (vgl. p. 56).

Von allen anderen abweichende Verhältnisse zeigt die Rückenansicht eines Stückes von „*B. belemnitoidea*“ bei Edwards und Wood (1877, Taf. 2). Dasselbe erscheint noch viel schmaler als Fig. 18b und gehört vielleicht zu einer besonderen, als „*Beloptera angusta*“ nov. sp. zu bezeichnenden Art.

3. Die Gattung ***Belopterella*** Naef 1921.
(System p. 536 u. 541)

Die folgende Art unterscheidet sich so scharf von den anderen, daß man in ihr wohl einen Angehörigen derselben Familie, aber keinesfalls ein Glied der alten Gattung *Beloptera* sehen darf, wie der Autor annimmt:

Belopterella cylindrica (v. Koenen 1885).

Hierher „*Beloptera*“ *cylindrica* v. Koenen, Taf. 4, p. 81, Fig. 1a—e. Der Abbildung ist eine gute Beschreibung beigegeben, die wir hier zitieren:

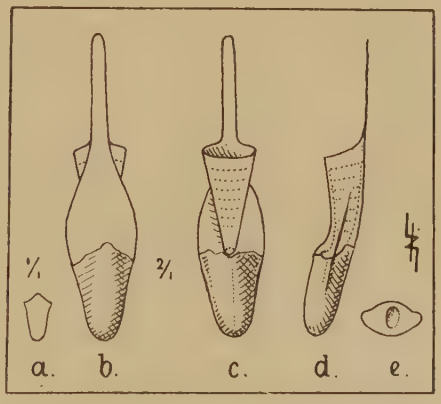


Fig. 20. *Belopterella cylindrica* (v. Koenen).
Nach A. v. Koenen 1885, Taf. 4, Fig. 1 *a—e* in natürlicher (*a*) oder doppelter Größe (*b—e*). Das allein erhaltene Rostrum mit dem Hinterende der Alveole ist plastisch gezeichnet, die übrigen Teile sind in typischer Form hinzugefügt. Die Belopteridennatur ist augenscheinlich, doch ist das Rostrum weniger spezialisiert als bei den anderen Formen. Die Seitenflügel stehen, der Entwicklung nach, zwischen *Beloptera* und *Belopterina*.
b Dorsal-, *c* Ventral-, *d* Seitenansicht, *e* Bruchfläche von vorn, um das Hinterende der Alveole und die Seitenkanten zu zeigen.

„Ein einziges Exemplar liegt vor, welches in einer Länge von 6 mm, bis zum Anfang der Alveole, erhalten ist und weit mehr, als die von Edwards, Deshayes und Cornet und Briart beschriebenen Arten aus dem englischen und französischen Eocän resp. aus dem Calc. de Mons eine zylindrische Gestalt zeigt, wenn man von den Flügeln und deren allerdings weit herabreichenden Ansätzen absieht. Unten ist die Scheide ziemlich gleichmäßig abgerundet und hat ca. 1,5 mm, von unten ca. 2 mm Durchmesser, nahe der Alveole nur 2,3 mm (von vorn nach hinten) und 3,8 mm durch die Flügel gemessen, welche nur wenig mehr nach vorn als

nach hinten stehen und in der Höhe der Alveole von der flachgewölbten Bauchseite durch flache Depressionen getrennt sind, nach der stumpf gerundeten Rückenseite dagegen fast eben verlaufen. Auf der Mitte der Bauchseite ist eine schmale, eingeritzte Furche vorhanden, die sich unten verliert. Die Skulptur ist, besonders nach unten deutlich, fein warzig." Vorkommen: im Eocän bei Kopenhagen.

Auffallend ist die für eine *Belopteride* höchst undifferenzierte Form des Rostrums, die sogar hinter *Belopterina* zurücksteht, während die Seitenkanten doch mehr oder weniger zu Seitenflügeln verbreitert sein mußten. Jedenfalls handelt es sich um eine abseits stehende Form.

F. Die Familie der *Belosepiellidae* Naef 1921.

(System p. 536.)

Dazu rechnen wir nur:

Die Gattung ***Belosepiella*** Alessandri 1905.

Hierher gehören zwei mitteleocäne Formen, deren Sepioiden-Charakter nicht über allem Zweifel steht. Doch halte ich diese Deutung für die z. Z. anzunehmende. Die vielleicht identischen Arten: *B. Cossmanni* und *B. Parisiensis Aless.* (1905, p. 146) sind patellaähnliche Schulpe (Fig. 96), auf deren konvexer Seite eine Lücke, wie zur Einfügung eines *Beloptera*-Phragmocons, vorhanden ist. Man kann sie sich aus der Vereinigung zweier Seitenflügel am Hinterende von *Beloptera* nach Verkümmerung des kolbigen Rostrums entstanden denken (vgl. Abel 1916, p. 146, Fig. 60). Nach Leriche (1906) soll zu *B.* als Phragmocon die *Dentalium*-ähnliche Schale von *Vasseuria* Mun.-Chalmas gehören. Das kann nicht richtig sein, trotz Abels (1916, p. 145) Zustimmung. Die Vasseuriaschalen sind Scheiden eines Belemniten-artigen Schulps, wie ich unten dartun will, und durchaus keine Phragmocone, die man in der gewollten Weise einsetzen könnte (vgl. Fig. 96).

G. Die Familie der *Spirulirostridae* Naef 1921.

(System p. 536.)

Viel interessantere Verhältnisse bietet eine Reihe fossiler Arten, die wir in der Familie der *Spirulirostridae* vereinigen. Obgleich dieselben in Europa erst aus dem mittleren Oligocän und Miocän bekannt sind, verhalten sie sich in allen Teilen so, wie Vorstadien des eigentlichen Sepiatyps, der daselbst schon im Eocän

vorkommt (*Belosepia*). Nun handelt es sich bei den eocänen Sepiiden allerdings um sehr kräftige, größere Schulpe (ca. 20 cm), von denen trotzdem mit sehr seltenen Ausnahmen nur die solidesten Teile bestehen geblieben sind; die Spirulirostriden besaßen dagegen kleine, zarte Schälchen, deren fossile Erhaltung immer besonders günstige Bedingungen voraussetzt. Trotzdem sind aus Australien auch (Fig. 23 d—f) sicher eocäne Spirulirostren bekannt geworden, die uns darauf hinweisen, wie voreilig es wäre, aus dem derzeitigen Fehlen eines Typs in unserem Material Schlüsse auf die Unmöglichkeit einer morphologisch begründeten Beziehung zu machen. (Dasselbe gilt z. Z. für *Spirulirostrina* s. d.).

Diagnose: Sepioidea mit kräftiger Ventralkrümmung des hinteren Phragmoconteiles und mächtigem Capitulum, — bei denen die Seitenkanten plattenförmig heraustreten und in dieser Form, vom Capitulum seitlich entspringend, bis zum Ansatz des Proostracums ziehen, um gegen dessen Seitenränder zu verstreichen.

1. Die Gattung *Spirulirostridium* nov. gen.

Wir leiten die Reihe der Spirulirostriden, die sich schrittweise dem Sepiidentypus zu nähern scheint, mit einer Form ein, welche sich eng an *Belemnosis* anschließt:

Spirulirostridium obtusum nov. spec.

Diese Art stammt aus dem unteroligocänen Zementmergel von Häring bei Kufstein (Tirol). Das Originalstück fand ich (als „*Beloptera* spec.") in der bayr. Staatssammlung in München (Schausammlung) (Fig. 21). Zwei andere, von der gleichen Fundstelle stammende, hat mir Herr Prof. Dr. Schlosser daselbst freundlichst zur Untersuchung gegeben. Sie zeigen, soweit zu beobachten war, durchaus dieselben Verhältnisse. — Im rohen Zustand war auch am Originalstück nur die allgemeine Form des Hinterendes zu erkennen, die auffallend an *Belemnosis* einer- und *Spirulirostra* andererseits erinnerte und mein Interesse dadurch höchlich reizte. Mit gütiger Erlaubnis des Herrn Prof. Broili habe ich den Schulp dann präpariert und (nach sorgfältiger Zeichnung) aufgeschliffen bis zur Medianebene. Dabei kamen die auf Fig. 21 dargestellten Bildungen zutage.

Dieser Schulp fügt sich in idealer Weise zwischen *Belemnosis Cossmanni* (p. 51) und *Spirulirostra Bellardii* (p. 63) ein und schien mir so ein wesentliches Glied in der Sepiareihe zu bilden.

Die Kenntnis der *Belemnosella americana* (p. 49) widerlegt diese Anschauung freilich und macht mich geneigt, sowohl *Belemnosis* als auch *Spirulirostridium* als Nebenformen anzusehen, erstere von *Belemnosella*, letztere von *Spirulirostra* herrührend. Wenn nämlich die frühesten Scheidenteile (Fig. 22 *b*), wie wir annehmen müssen, eine indifferente Gestalt ohne scharfes Rostrum zeigen, so kann durch Hemmung die Bildung eines solchen überhaupt unter-

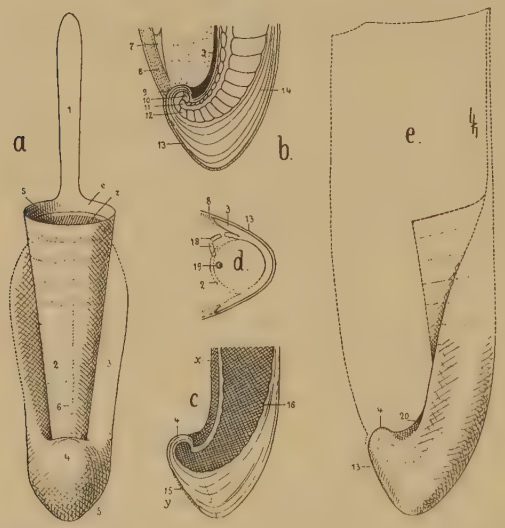


Fig. 21. *Spirulirostridium obtusum* nov. spec. ($^2/_1$ nat. Gr.) Fossiler Schulp, aus dem Cementmergel von Häring bei Kufstein (Tirol). Unt. Oligocän. Herauspräpariert und angeschliffen. Orig. im Pal. Museum (Schausammlung) München.

a Ventralansicht, rekonstruiert. Die punktierten Teile des Umrisses, sowie der freie Rand des Phragmocons und dessen Fortsetzung im Prostracum sind rekonstriert. Man vgl. Fig. 14, p. 23.

b Rekonstruierter Medianschnitt des Hinterkörpers.

c Medianschliff des erhaltenen Teiles mit der eingetragenen Wachstumsaxe des Rostrums (*y*). *x* stehengebliebenes Gestein.

d Querschliff am Vorderende von c. Die ergänzten Teile des nur zur Hälfte freigelegten Schulps sind punktiert. Hautüberzug (*13*) und Muskelmantel (*8*) angedeutet.

e Seitenansicht. Spiegelbildlich ausgeführt zum Vergleich mit c und im vorderen Teil (punktiert) ergänzt. Die Ventralwand des Phragmocons am freien Rand (*2*) nach dem Schliff (c) eingetragen. (Vgl. auch Cephalop. Bd. 1, Fig. 266!)

bleiben, wie auch bei *Spirula* (Fig. 26) offenbar geschehen ist (vgl. auch Fig. 27). Jedenfalls bin ich heute der Meinung, das spitze Rostrum bei *Belemnosella* sei von den (älteren) Belemnoiden übernommen und auf direkter Linie in das der *Spirulirostra* überzuführen, was zweifellos (und das ist maßgebend!) eine einfachere Auffassung der ganzen Mannigfaltigkeit ergibt. *Spirulirostridium* wäre dann ein Seitenzweig der über *Spirulirostra* zu den Sepiiden führenden Reihe.

2. Die Gattung *Spirulirostra* d'Orb. 1842.

Viel näher als alle vorigen steht den rezenten Sepioiden die fossile Gattung *Spirulirostra*; sie ist morphologisch aus Gründen, die in meiner Neapeler Monographie Bd. I, Kap. 38 auseinander-

gesetzt werden, vielleicht als der Urtyp aller lebenden Sepioiden anzusehen. Dabei hat es besonderes Interesse, daß mehrere Arten

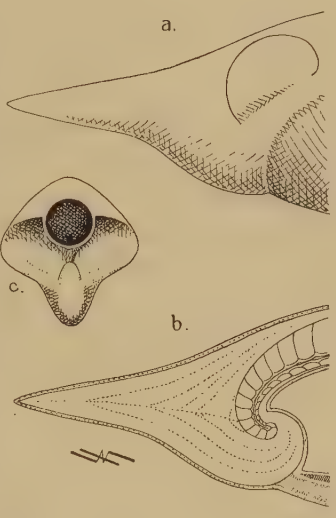


Fig. 22. *a* und *b* *Spirulirostra Bellardii*, nach dem Stück der Fig. 24 *A* ergänztes Hinterende, *a* in Seitenansicht, *b* im Mittelschnitt. Man kann sich diese Teile ohne weiteres in die Fig. 11 eingesetzt denken. Denn die Rekonstruktion des Weichkörpers hat ja, abgesehen von den durch die Schalen direkt bewirkten Bildungsformen nach den gleichen tatsächlichen Grundlagen zu geschehen, nämlich durch Ermittlung der innerhalb der lebenden Sepioiden typischen Zustände. Von etwaigen atypischen Besonderheiten der Art können wir weiter nichts wissen. Man vergleiche die Fig. 11 und ihre Erklärung und beachte auch hier die Abbiegung der Wachstumsaxe des Rostrums nach oben, die progressive Zuspitzung, sowie die Rauhigkeiten an der Stelle des Capitulums, wo der Muskelmantel ansetzt (vgl. Fig. 24 *A*!). $^2/_1$ n. Gr. *c* Ansicht eines Schulps von *Spirulirostra Hoernesi* v. K. von vorn, nach einem Exemplar im Berliner Museum (nicht Original zu Fig. 23a—c). Alveole und vordere Partie der Scheide sind quer abgeschnitten gedacht. (Man vergleiche Fig. 24 B_4! und beachte die auffallende Breite des Schulps!) Natürliche Größe!
Fundort: Dingden bei Münster. Miocän.

der Gattung bestehen, die sich, an *Belemnosella* anschließend, schrittweise dem abgeleiteten Sepiidentypus nähern.

a) ***Spirulirostra Bellardii*** d'Orb. 1842.

(Vgl. Bellardi, Moll. terr. terz. del Piemonte e Liguria I, p. 19, Taf. 2, Fig. 8.)
Sp. Bellardii d'Orb. 1842 (Ann., p. 362, Taf. 11, Fig. 1—6).
„ „ „ 1842 (Pal. univ., Taf. 9, p. 295).
„ „ „ 1845 (Moll. vir. foss., p. 311, Taf. 15, Fig. 1—4).
„ „ „ 1852 (vol. 3, p. 25, Prodr.).
„ „ Quenst. 1849 (ibid. Gray. 1849).
„ „ Chenu 1859 (p. 52, Fig. 164, 165).
„ „ Keferstein 1866, (p. 1439, Taf. 130, Fig. 19).
„ „ Fischer 1887 (p. 358, Fig. 136 [nach Mun.-Ch., (Musée Paris]).
„ „ Zittel 1883 (p. 510, Fig. 701).
„ „ Pompeckij 1912 (p. 296 d, Fig. 57 [aus Stromer 1912]).
„ „ Alessandri 1897 (p. 48).
„ „ Parona 1898 (p. 167, Taf. XII, Fig. 8—11).
„ „ Abel 1916 (p. 157, Fig. 63 etc.).

Diese Art stammt von den Hügeln (Superga) bei Turin (Miocän) und für ihre Kennzeichnung sind die Originalfiguren d'Orbignys maßgebend. Sie stellen eine Form dar, die auch mir vom

gleichen Fundort vorgelegen hat (vgl. Fig. 24 A). Bei ihr ist die Anfangskammer in ein rundliches dickes Köpfchen des Periostracums

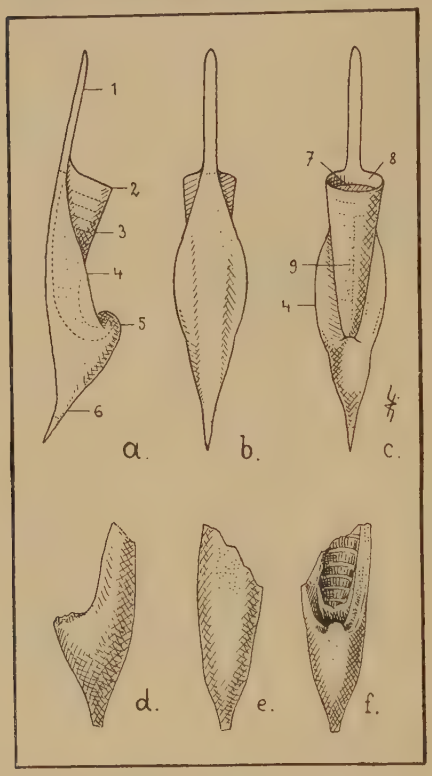


Fig. 23. *a—c Spirulirostra Hoernesi* v. Koenen 1867 aus dem Miocän Westfalens von Dingden und Bersenbrück. In $^3/_4$ nat. Größe rekonstruiert nach den Figuren und Angaben v. Koenens. Die abgebrochene Endspitze des Rostrums wurde ersetzt, ebenso das Proostracum. (Punktierte Linien bezeichnen die Bruchstellen.) Der Phragmocon ist bei *a* an seine natürliche Stelle gerückt. Bei *b* und *c* wurde er entsprechend eingetragen. Die Rekonstruktion ist also ganz unbedeutend und ruht in allen Teilen auf sicheren Beobachtungsgrundlagen. Über die Einfügung ins Tier vergleiche man später meine Neapeler Monographie sowie Fig. 22 a und 11. Man vergleiche auch die Originalfiguren v. Koenens auf Taf. 14, Fig. 6.

1 Proostracum, *2* freier ventraler Rand der Conothek, *3* Phragmocon (Ventralwand), *4* Seitenflügel, *5* Capitulum, die Embryonalkammer enthaltend, *6* Rostrum, *7* letztes Septum, *8* freier Rand der Conothek von innen, dorsal. — *a* Seitenansicht, *b* Dorsalansicht, *c* Ventralansicht.

d—f Seiten-, Dorsal- und Ventralansicht von *Spirulirostra curta* aus dem australischen Eocän nach Tate 1893, Taf. 1, Fig. 1. ca. $^3/_4$ nat. Gr.

eingebettet, das für den Ansatz des Muskelmantels auf der Ventralseite bloß unauffällige Rauhigkeiten bietet.

b) Spirulirostra Hoernesi v. Koenen.

Vgl. v. Koenen 1865, p. 428; 1867, p. 145—146, Taf. 14, Fig. 6, sowie 1882, p. 352—353.

Diese, zweifellos *Sp. Bellardii* nahestehende Art will der Autor mit Recht als besondere unterschieden wissen. Dafür spricht schon die genaue Charakteristik, doch konnte ich mich auch durch eigenen Augenschein überzeugen, daß es sich um einen wohl gekennzeichneten eigenen Typ handelt (Fig. 23a—c). Für die Beschreibung zitiere ich den Autor (v. Koenen 1867, p. 146): Die gekammerte Alveole[1]) macht ziemlich eine ganze Spiralwindung, das Ende derselben konnte

1) D. h. der Phragmocon!

ich nicht untersuchen. Zum Medianschnitt bemerkt er: „daß in der frühesten Jugend die äußere Schale[1]) unter der spiralen Alveole nur einen stumpfen Höcker bildete, dann aber wuchs sie rasch (6 mm ohne Absatz) zu einer Spitze nach unten, und legten sich darauf dünne, konzentrische Schalen an. Deutlich erkennbar von der Spitze unten bis an die Alveole läuft ferner eine „Mittellinie", wie bei den Belemniten, und ebenso sieht man auf einem Querbruch eine radiale Struktur. Die Oberfläche der äußeren Schale ist, ähnlich wie bei den Sepienschulpen, mit warzigen Körnern bedeckt, welche nach innen scharf begrenzt sind, und ebenso bestehen die inneren Schalenlagen aus einzelnen Körnern, so daß auf dem Längsschnitt sich gleichsam ein Konglomerat von Körnern zeigt.

Der gerade Teil der Alveole ist nur an dem einen abgebildeten Stücke erhalten; er nimmt ziemlich schnell an Dicke zu, hat zuletzt 10 mm[2]), zuerst 5 mm Durchmesser und ist ca. 18 mm lang. Die Kammerwände sind zuletzt ca. 2 mm voneinander entfernt, zuerst etwa 1 mm. Die Spirale der Alveole hat ca. 7 mm Durchmesser. Der Anfang derselben hat ca. 1 mm Dicke. Der Querschnitt der Alveole ist überall kreisrund." Die Stücke fanden sich im Miocän Westfalens bei Dingden und Berssenbrück.

Zur Unterscheidung von *Spirulirostra Bellardii* hebt der Autor hervor (1882, p. 352): „gedrungenere Gestalt, bedeutend kürzere Spitze unten und stärker gebogene Alveole. Letztere beschreibt unten etwa zwei Drittel bis drei Viertel einer Spiralwindung, und beginnt anscheinend mit einer kugeligen Kammer von ca. 0,5 mm Durchmesser. Die Kammerwände sind leider durchbrochen. Die ersten derselben haben etwa 0,75 m Abstand, später steigt der Abstand auf 1 mm und zuletzt auf ca. 2 mm. Der Durchmesser der Alveole beträgt zuerst 0,5 mm und steigt auf ziemlich 10 mm[2])." Wie ich beobachtete, zeigt auch der Ansatz der Seitenplatten an das Capitulum ein etwas anderes Bild (vgl. Koenen 1865, Fig. 6h und meine Fig. 22c mit Fig. 24 B_4). Die Seitenplatten erscheinen breiter und laden auch im hinteren Teil stärker aus. Der junge Schulp erscheint dadurch etwa so breit als hoch (dorsoventral) und das Tier muß einen etwa kreisförmigen Querschnitt des Mantelsackes gehabt haben, statt des seitlich zusammengedrückten von *Spirulirostra Bellardii* und *Sp. Sepioidea.* Das Capitulum erscheint dagegen sehr schmal gegenüber der massigen

1) D. h. das Periostracum!

2) Sicher nicht ganz soviel (Fig. 23).

Gestalt desselben bei *Sp. Bellardii*. — Von beiden Formen weicht die unten dargestellte (Fig. 24 B), ebenfalls in der Münchener Staatssammlung liegende, anscheinend wenig ab. Bemerkenswert ist jedoch, daß sie, unter Abwandlung derselben Grundform, eine deutliche Annäherung an modernere Sepioidentypen zeigt (*Spirulirostrina*, *Belosepia*, *Sepia*): Zur Vervollständigung des „Rückenschildes" taucht nämlich ein neues Element der Scheide auf, welches die Stelle der oben (Fig. 22 b, vgl. Fig. 24 A_3) genannten Rauhigkeiten

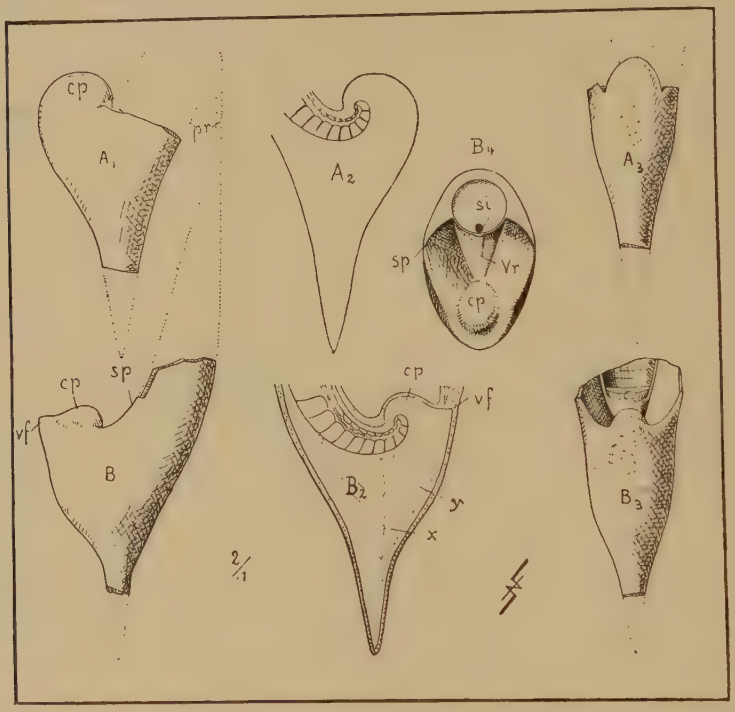


Fig. 24. Zum Vergleich von *Spirulirostra Bellardii* (*A*) und *Sp. sepioidea* (*B*) nach Fragmenten aus Turin in der Bayr. Staatssammlung (Schausammlung) in München. $^2/_1$ nat. Größe.

A_1, *B* Seitenansichten von links; Ergänzung punktiert. A_2, B_2 Medianschnitte; B_2 nach dem gespaltenen Stück A_2, ausgeführt, ergänzt durch Eintragung des Hautüberzuges, Muskelmantelansatzes, Cölomepithels. A_3, B_3 Ventralansicht Ergänzung punktiert. B_4 Aufsicht auf das Fragment *B*, von vorn, um das Verhalten des Capitulums (*cp*), des Ventralfortsatzes darunter, der Seitenkanten (*Sp*), der Ventralwand mit Rippe (*Vr*), der Lage des Sipho (*si*) und die Form des ganzen Querschnittes zu zeigen (vgl. Fig. 22 *c*). *cp* Capitulum; *sp* Seitenkante; *vf* Ventralfortsatz; *pr* Proostracum, in Wirklichkeit stark verlängert zu denken (vgl. Fig. 23 *a*); *x* Apikallinie, d. h. Wachstumsachse des Rostrums; *y* Zuwachslinie auf dem Medianschnitt.

Der Vergleich ergibt sich aus der Nebeneinanderstellung; Das Capitulum bei *A* ist massiger, einfach gerundet, breit und zeigt an Stelle des Ventralfortsatzes nur leichte Rauhigkeiten (vgl. Fig. 22 *b*).

vertritt. Darin, sowie in der deutlichen Abweichung der ganzen Proportionen, sehe ich den Grund zur Unterscheidung einer besonderen Art:

c) Spirulirostra sepioidea nov. spec.

Als Typus hat das Münchener Exemplar der Fig. 24 B zu gelten, das nach den Angaben ebenfalls aus Turin stammt. Ich will die neu auftauchende Bildung, die weiterhin ihre Homologa besitzt, als Processus ventralis bezeichnen. Sie scheint zunächst von den Seitenkanten völlig unabhängig zu sein; doch finden sich auf der Scheide verbindende Höckrigkeiten, durch die ein direkter Anschluß der Kanten sozusagen vorbereitet scheint. Es würde damit auch am Hinterende ein zusammenhängender sekundärer Schulprand für den Ansatz des Muskelmantels geschaffen, der demjenigen von *Sepia* durchaus vergleichbar wäre und jedenfalls für die Herleitung des Sepiaschulps nötig ist (vgl. Fig. 29).

Diese Form ist übrigens nicht unbekannt: Schon das von Michelotti (Taf. 15, Fig. 2) beschriebene und abgebildete Stück (vgl. Zittel 1883, p. 50, Fig. 701a) ist wohl nicht die *Spirulirostra Bellardii* d'Orb., sondern meine neue Art, die also zweifellos bei Turin vorkommt. Der nasenförmige Processus ventralis findet sich aber auch bei einem der v. Koenenschen Stücke, Taf. XIV, Fig. 6a, das ich demnach ebenfalls hierher stelle. Man könnte aus dem Zusammenvorkommen schließen, daß *Sp. sepioidea* einfach ein älteres Stadium von *Sp. Bellardii* darstelle. Doch spricht dagegen, daß (Fig. 24) die erstere größer und kräftiger ist, was sowohl für die turiner Stücke als auch für die westfälischen gilt, soweit bis jetzt festzustellen ist. Denn zweifellos fehlte jungen Tieren die für die Art kennzeichnende Spezialisierung und sie sahen gleichalterigen von *Sp. Bellardii* ähnlicher als die ausgewachsenen. Das ist aber eine allgemein in der organischen Natur geltende Gesetzmäßigkeit.

d) Spirulirostra curta Tate 1893.

Tate 1893, p. 167, Taf. 10, Fig. 1 und Chapmann 1914, Fig. 106 *F.*

Diese Art, die offenbar *Sp. sepioidea* nahe steht (vgl. Fig. 23 und 24) gehört dem Eocän Australiens an. Wir zitieren zunächst den Autor (p. 270):

„Nicholson placed the genus in *Sepiadae*, Fischer in *Belopteridae*, Tryon in *Belemnitidae*; this last location seems to me to be the best, as *Spirulirostra* may be viewed as a *Belemnite*

with a subspiral phragmocone lying obliquely within the alveolar cavity." „The rostrum of the Australian species is more robust, is shortly pointed, and less arched dorsally and ventrally, where it is more or les truncated. Lateral axis of rostrum 8, ventro-dorsal axis 12, length to apex of phragmocone 16; length of alveolar cavity above plane of phragmocone 29 (in complete)." Die Maße stimmen nicht mit der Figur, die aber ungefähr der natürlichen Größe entspricht. (Meine Fig. 23 d—f.) Wenn dieselbe einigermaßen richtig gezeichnet ist, unterscheidet sich *Sp. curta* von *sepioidea* durch unvollkommene Ausbildung des Processus ventralis, gedrungenere Gestalt des Rostrums und geringere seitliche Kompression desselben, sowie des anzufügenden Mantelsackes. Da der örtliche und zeitliche Abstand ebenfalls bedeutend ist, sehen wir in *Sp. curta* eine besondere Art. Dieselbe ist vor allem darum wichtig, weil sie das bereits eocäne Alter der Gattung beweist, das theoretisch (p. 61 und 76) ohnehin angenommen werden mußte. (Vgl. über oligocäne Reste von *Sp.* auch Sacco 1904, p. 5.) Die Angaben und Bilder von Tate sind mir erst kürzlich zugänglich geworden.

Die Gattung ***Heliceras*** (Dana 1848) em. Fischer 1887.

Helicerus Fugensis Dana 1848 ist eine unvollständig gekennzeichnete Sepioidenform, die ich hier anhangsweise anführe. Chenu 1859, p. 53 gibt davon nach Dana, dessen Originalmitteilung mir nicht zugänglich war, folgende Diagnose: „Animal inconnu. Osselet épais, subcylindrique, présentant à l'intérieur une cavité tubulaire compacte à l'extrémité d'un alvéole et se terminant en une loge divisée par des cloisons spirales."

Fischer 1887, p. 465 schreibt nach derselben Quelle: „Coquille semblable à une Bélemnite; rostre subcylindrique, épais, de texture fibreuse; phragmocone grêle, terminé par un nucleus spiral, fusiforme."

„Trouvée dans une roche schisteuse du cap Horn."

H. Die Familie der *Spirulidae* (d'Orb. 1826) Owen 1836.

Diagnose: *Sepioidea,* deren Phragmocone einen kreisrunden Querschnitt und querstehende Septen zeigen, spiralig eingekrümmt sind und nur kümmerliche Reste der Scheide in Form eines rindenartigen Überzuges aufweisen, — bei denen das Proostracum völlig

verschwunden und topographisch durch den Muskelmantel ersetzt ist, wobei auch der dorsale Schalenrand in den Mantelsack hineingeschoben wird.

Die lebende *Spirula* wurde schon von d'Orbigny 1826 als Vertreter einer besonderen Familie („Spirulées") angesehen, für die Owen 1836 den jetzigen Namen anwandte. Sie ist fossil schon seit dem Miocän bekannt und heute in marinen Strandablagerungen weltweit verbreitet. Nach dem Tode des Tieres steigen nämlich die leichten lufthaltigen Schälchen (wie die Schulpe der Sepien!) an die Meeresoberfläche und werden von der Strömung nach allen Richtungen verbreitet. Die fossilen Schalen gleichen ganz den rezenten und dasselbe wird man vom Tier annehmen dürfen.

Die Gattung *Spirula* Lam. 1801.

Diagnose: *Spirulidae,* deren Schalen, wenigstens in der Jugend, in nahezu geschlossener Spirale wachsen und $2^1/_2$ Umgänge erreichen, von denen der letzte halbe sich ablöst und darin noch die Tendenz zu sekundärer Streckung bekundet (Fig. 23!), — welche am Hinterende postembryonal einen kegeligen Höcker ausbilden, der sich weiterhin mit einem fleischigen Ringwulste umgibt, so daß ein saugnapfähnliches Gebilde („Terminalorgan") entsteht, — deren kleine,

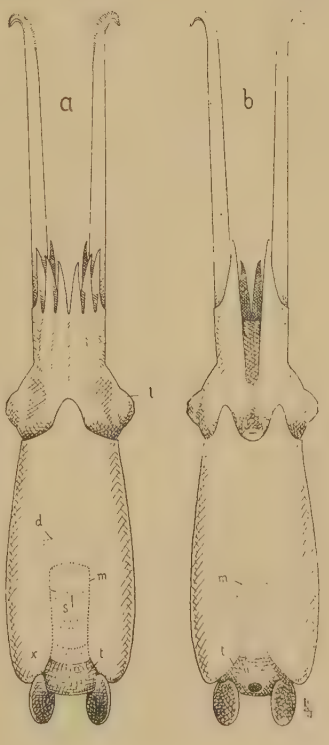


Fig. 25. *Spirula spirula* (L.). Erwachsenes Weibchen in natürl. Größe nach einem Stück im Wiener Hofmuseum gezeichnet, leicht schematisiert unter Ergänzung des fehlenden rechten Tentakels. Man vergleiche den Mantelansatz (*m*) an der Schale beim jugendlichen Stück der Fig. 26*a*. Er ist zwar im Prinzip unverändert, doch erscheint der Mantelsack im hinteren Teil (*x*) jederseits rückwärts gezogen und zwischen beiden Aussackungen das Terminalorgan (*t*) eingefügt. Dasselbe trägt die Flossen, deren Ansatzlinie schräg dorsoventral verläuft und jedenfalls vom Muskelmantel völlig unabhängig ist.

Das Stück stammt aus Deutsch-Ostafrika und wurde von einem Offizier (S. M. S. „Frundsberg") aus Dar-es-Salam nach Wien gebracht. Es soll an der Oberfläche getrieben haben. Die Haut ist, wie gewöhnlich, abgerieben, doch ist die Schale an den „Fenstern" damit nicht völlig freigelegt; Teile des offenbar zähen Schalensackes sind erhalten geblieben. *d* Stelle des dorsalen Schalenrandes, *sl* Stützleiste des vorletzten Septums, *l* Augenlinse, vom primären Augenlid größtenteils bedeckt, so daß nur eine enge Öffnung frei bleibt.

runde, sepiolaartige Flossen schräg am Hinterende sitzen mit der Fläche nach vorn und unten gewandt, — deren einfacher, länglicher Trichterknorpel die ganze Länge der Trichtertaschen einnimmt, — deren primäres Augenlid zeitlebens weit geöffnet werden kann und sich nur vorübergehend zum Schutz des Auges auf einen engen Porus zusammenzieht, — deren Arme von oben nach unten leicht an Länge zunehmen (Formel: 4, 3, 2, 1) und je 4 Reihen kleiner, glattringiger Näpfchen tragen, während auf den Tentakelkeulen deren etwa 16 Reihen stehen, — bei denen alle Armbasen durch eine deutliche Schirmhaut verbunden sind.

Fossile Spirulen waren mir nicht zugänglich. Sie kommen im Miocän Italiens vor[1]). Die rezenten gehören alle zu einer einzigen Art, die man als

Spirula spirula (L. 1767) Hoyle 1909

zu bezeichnen hat. Sie scheint in allen offenen Meeren verbreitet zu sein (Atlantischer, Pazifischer, Indischer Ocean) und überall vereinzelt an die Oberfläche zu gelangen. Ihre Heimat sind sicher die kalten Tiefenzonen, wo sie massenhaft vorkommen muß, nach den Mengen der angespülten Schälchen zu urteilen. An wohlerhaltenen Tieren sind nur wenige in die Sammlungen gelangt[2]) und ich verweise darum besonders auf das schöne Stück der Fig. 25, das ich in Wien studieren konnte und nach sorgfältigster Messung und Zeichnung etwas rekonstruiert habe.

Eine genauere Darstellung des Tieres und seiner Entwicklung wird man in meiner Monographie der Neapeler Cephalopoden finden (Bd. I, Kap. 39). An dieser Stelle gebe ich nur eine Zusammenfassung, sowie einige Abbildungen, damit dieses lebende Fossil unter den Tintenfischen anschaulich bekannt werde und das Verständnis seiner ausgestorbenen Verwandten erleichtern helfe. Dabei sei auch auf die ausführliche Beschreibung einiger, zum Teil jugendlicher, Stücke durch C. Chun 1910 und 1915 verwiesen, dessen Material mir nebst anderem vorgelegen hat.

---

1) Irrtum ist in der Bestimmung nicht ausgeschlossen. Da die Säure des Mediums (CO_2?) das Rostrum und die Scheide überhaupt bei den Sepioiden leicht aufzulösen scheint, sind in gewissen Einbettungen meist nur die Phragmocone erhalten. Es könnten daher leicht Spirulirostra-artige Kammerschalen für *Spirulae* angesehen werden. Vgl. auch *Spirulirostrina*, p. 76.

2) Vgl. Naef, Cephalopoden, Bd. I, Kap. 39.

Die Schale der erwachsenen *Spirula* ist wohl bekannt und in Sammlungen reichlich vertreten (Fig. 26 c). Eine Darstellung ihres feineren Baues hat Appellöf (1893) gegeben, den wir in den Einzelheiten meist nur bestätigen können, während wir in der morphologischen Deutung eigene Wege gehen.

Besonders hervorgehoben werden muß, daß der Spirulaschale ein Proostracum völlig fehlt, ebenso wie der von *Sepia* (s. dort, sowie p. 41). Sonst sind alle typischen Teile einer Dekapodenschale vorhanden, insbesondere Ostracum, Hypostracum, Periostracum, Septen, Sipho, Prosipho. Freilich zeigt sich in der Korrelation dieser Teile

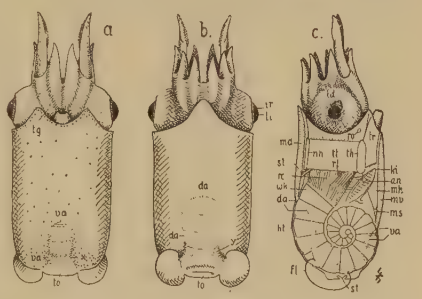


Fig. 26. Halbwüchsige *Spirula* in nat. Gr. (vgl. C. Chun 1915, p. 426, Fig. 36). Von mir nach dem Originalstück genau studiert und nach allem vorhandenen Vergleichsmaterial rekonstruiert, insbesondere unter Verwertung aller C. Chun vorliegenden Exemplare, seiner Zeichnungen und der älteren Figuren von Owen (1878), Huxley (1895) und Lönnberg (1896). (Man beachte den Sepiola-artigen Habitus!) *a* Ventral-, *b* Dorsal-, *c* Seitenansicht. — Fig. *c* ist durchsichtig gedacht, so daß Muskelmantel, Bauchhaut, Afterpapille (*an*) und Terminalorgan im opt. Schnitt, die Schale und andere Teile des Innern in Seitenansicht, sichtbar werden (vgl. Chun 1910, Taf. 1, Fig. 1).

tg Tentakelgrund im Innern der einfachen Tasche; *va* Ventraler Ansatz des Muskelmantels an die Schale, von der ein ovales Feld durch die dünne Haut schimmert, während der hintere Teil (*x*) von dem Gewebe des Terminalorgans (*to*) verdeckt wird. *da* dorsaler Ansatz des Muskelmantels; *y* wie *x*! *ir* Iris; *li* Augenlinse.

ld Primärlid, leicht zusammengezogen, während die Fig. *a* und *b* es offen zeigen, *md* dorsaler Medianschnitt des Muskelmantels, *rc* Retractor capitis, *wk* Wohnkammer, *da* dorsaler Ansatz des Muskelmantels an die Schale, *ht* Haut, *fl* Flosse, *st* Endstachel, im Terminalorgan eingezogen, *va* Ventraler Ansatz des Muskelmantels, *ms* Mantelseptum, *mv* ventraler Medianschnitt des Muskelmantels, *mh* Mantelhöhle, *an* Afterpapille, *ki* Kieme, *rt* Trichterretraktor, *th* Trichterhafte, *tt* Trichtertasche, *nh* Nackenhafte, *ro* Riechorgan.

und ihrer speziellen Form eine sehr charakteristische Umprägung; doch erkennt man dahinter leicht (Fig. 2 b) den allgemeinen Schalentypus und die besondere Formverwandtschaft mit *Spirulirostra.*

Besonders überraschen muß bei einer inneren Schale die weitgehende spiralige Aufrollung. Und natürlich kann dieselbe nicht damit erläutert werden, daß man auf die Ableitung der Nautiliden von gestreckten Tetrabranchiaten hinweist. Zwar besteht zwischen *Spirula* und einem *Gyroceras* eine unverkennbare Ähnlichkeit. Aber dieser krümmt die früheren Kammern nach oben, jene nach unten. Vor allem aber findet hier die Aufrollung im Verbande des Weichkörpers statt, in den nicht nur die Schalenöffnung, wie

bei allen Sepioiden, sondern auch noch die jugendlichen Teile hineingedrängt werden.

Mit der Aufrollung hängt offenbar der Verlust des Proostracums zusammen, denn ein solches könnte nicht mit der unausgesetzten Krümmung Schritt halten und auch nicht in der Fortsetzung der Spirale direkt angelegt werden. Ebenso ist das Verschwinden des Rostrums eine notwendige Begleiterscheinung dieser Schalenform. Wie es sekundär die Aufkrümmung bei *Beloptera* und *Spirulirostra* hemmt, müßte es auch die von *Spirula* hindern, und sein völliger Verlust muß also der Entstehung der Spirulaform vorangegangen sein. Dasselbe gilt von den Seitenplatten. Obgleich die Stellen des Muskelmantelansatzes prinzipiell dieselben sind, wie bei den anderen Sepioiden, nämlich die Seiten des Phragmocons, sind wegen der fortgesetzten Aufkrümmung desselben feste Ansatzkanten nicht möglich. Daher ist das ganze Periostracum notwendig auf einen krustenartigen Überzug des Phragmocons reduziert, d. h. auf den Zustand zurückgeführt, mit dem es angefangen hat (vgl. p. 175 die *Belemnoidea!).*

So erscheint *Spirula* als eine zugleich konservative und abgeänderte Form, deren Stellung in der Unterordnung stark isoliert ist. Man kann sich fragen, wie die Umprägung der typischen Organisation ökologisch zu deuten sei, d. h. welche Vor- und Nachteile, welche Umstellung der Anpassungsbeziehungen wir hier zu suchen haben. Leider ist uns die direkte Beobachtung des lebenden Tierchens nicht möglich und aus der Betrachtung der bloßen Struktur können wir höchstens folgendes entnehmen: 1. Das Zurücktreten des Proostracum entspricht einem Vorrücken des Muskelmantels (vgl. oben p. 24) und liegt damit in der allgemeinen Entwicklungsrichtung der ganzen Tintenfische. 2. Das Einrollen des Phragmocons bringt eine Kondensation des Mantelsackes zustande, wie sie einem meist schwebenden, planktonjagenden Tier entspricht, das mehr auf kleine behende Bewegungen, als auf das Zurücklegen größerer Strecken angewiesen ist. 3. Der Verlust des Rostrums trifft mit der Ablösung vom Meeresboden (p. 43), dem typischen Aufenthaltsort der Sepioiden zusammen; ein zum Eingraben geeigneter Stachel ist hier sinnlos.

Eine genauere Betrachtung der Schale ergibt vor allem Folgendes: 1. Die Anfangskammer ist, stärker als bei anderen Sepioiden, blasig-kugelig aufgetrieben (Fig. 27). 2. Zwischen den einzelnen Kammern finden sich Einschnürungen, die besonders tief zwischen

1. und 2. Kammer einschneiden und auf den späteren Schalenteilen undeutlich werden, während die früheren direkt perlschnurartig aussehen (Fig. 26c). 3. Die letzte Halbwindung löst sich von den früheren rasch ab (so daß die Distanz von $^1/_2$ auf gegen 6 mm wächst) und läßt darin einen deutlichen Anklang an die typischen Sepioiden (Fig. 19 u. 23) erkennen. Offenbar wird auch hier nachträglich eine Streckung des Mantelsackes erstrebt, von der ich annehme, daß sie (wie bei vielen anderen lebenden Formen) der Entwicklung reifender Gonaden zugute komme.

Die Schalenwandung (Fig. 28b) zeigt im ganzen Bereich, jedenfalls in den späteren Teilen deutlich die drei typischen Schichten:

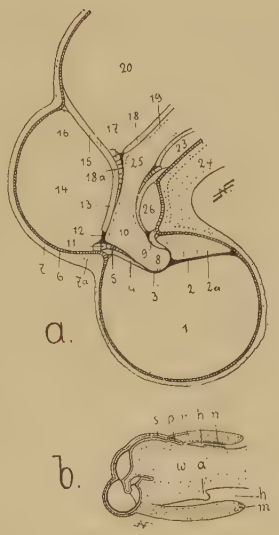


Fig. 27. *a* Medianschliff durch den Anfangsteil einer Spirulaschale. $^{32}/_1$ nat. Größe. Unter Verwertung der Angaben und Figuren Appellöfs (1893), insbesondere seiner Taf. 9, Fig. 1 entworfen. — Die primäre Schalenwand (Ostracum und Hypostracum) ist quer gestrichelt (*6*), das Periostracum (*7*) punktiert gehalten; ebenso die Septen und Kalkduten (*18*, *15*, *13*, *5*, *4*). Im Sipho ist das Epithel des Weichkörpers punktiert angedeutet. *1* Anfangskammer, *2* Prosipho (quere Stütze), *2a* Sagittallamelle desselben, *3* Anfang der Conchinmütze als Anfangsteil des Schalensipho, *4* Kalkdute des ersten Septums (rudimentär), daran anschließend, *5* Conchindute des zweiten Septums (über *12* nach *13* übergehend), *6* Schalenwand, Ostracum und Hypostracum, *7* Periostracum, *8* Anfang des Fleischsipho, *9* erste Dute und Septum, ventral, *10* Septalknoten des Fleischsipho, *11* Pfeilersubstanz, *12* Conchindute (Anfang), *13* Kalkdute zum zweiten Septum, *14* zweite Kammer, *15* zweites Septum, *16* Winkelsubstanz, *17* Pfeiler zur dritten Dute, *18* dritte Kalkdute, *19* Siphonalepithel, *20* dritte Luftkammer, *23* ventraler Teil derselben, *24* Ventralrippe des Periostracum, *25* zweiter Septalknoten des Sipho, *26* Ventralteil der zweiten Luftkammer. —

b Hypothetischer Medianschnitt durch ein frisch ausgeschlüpftes Jugendstadium. $^6/_1$ nat. Größe. Vgl. Fig. 9 und 10!

1 Muskelmantel, *2* Rest des Proostracums, *3* Schalensack (Schalenepithel).

Das Ostracum ist dünn, stark lichtbrechend, das Hypostracum dicker, blätterig wie Perlmutter, doch ohne deren Glanz und von schwacher Lichtbrechung. Das Periostracum stellt sich als eine dünne Rinde mit rauher, höckeriger Oberfläche dar. Auf dem Anfangsteil, medio-ventral, ist es bedeutend verstärkt und bildet hier eine Medianleiste, wie wir sie bei anderen (fossilen) Sepioiden kennen (Fig. 21, 23 u. 24) und als Ventralleiste bezeichnet haben. Dadurch gewinnt die zarte Jugendschale, die hier nicht in ein derbes Rostrum eingelassen ist, an Festigkeit.

Über die Innenstruktur geben Medianschliffe Auskunft (Fig. 28). Besonderes Interesse verlangen die Anfangsteile der Schale (Fig. 27).

Die Schalensepten bestehen aus Perlmuttersubstanz und zeigen charakteristischen Glanz. Sie sind uhrglasartig gewölbt und gehen nahe dem Rand auf der Bauchseite direkt in die langen Kalkduten über, von denen jede in den Trichter der vorhergehenden mit zugeschärftem Rande hineingefügt ist. Weiterhin setzt sie sich in einer Conchindute fort, die innerhalb der älteren Kalkdute bis zu deren Ende reicht, um sich dann mit ihr zu verbinden. Zwischen beide Duten schiebt sich sonst die Pfeilerschicht, welche ein Verkleben verhindert und wohl den osmotischen Durchgang für die Gase vom Fleischsipho zu den Kammern offen hält. An der Außen-

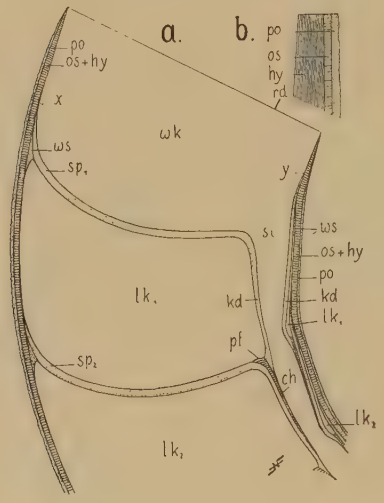


Fig. 28. *a* Medianschnitt durch die letzten Kammern einer Spirulaschale. Unter Verwendung der Angaben Appellöfs (1893) und seiner Fig. 1, Taf. 8 entworfen ($^{12}/_{1}$ natürl. Größe).
b Schliff durch ein Stückchen der äußeren Schalenwand. Man unterscheidet die drei typischen Schichten: Hypostracum (*hy*), Ostracum (*os*) und Periostracum (*po*). (In der Hauptfigur sind die beiden ersten zusammengefaßt).
x, *y* Vordere Grenze des Suturbandes, *ws* Stützleiste, sp_1 letztes, sp_2 vorletztes Septum, *wk* Wohnkammer, lk_1 letzte, lk_2 vorletzte Luftkammer, ventral vom Sipho (*si*) nur enge Spalten! *kd* Kalkdute, *ch* Conchindute, *pf* Pfeilersubstanz, *rd* freier Schalenrand der linken Seite.

wand setzen die Septen mit scharfer Sutur an, obgleich die letzte Schicht des Schüsselrandes in die innerste Perlmutterschicht der folgenden Kammer übergeht. Hinten ruht der Rand auf breiter Stützleiste, die sich tief zwischen Septum und Conothek einkeilt (vgl. den I. Teil, p. 15).

Das erste Septum verhält sich etwas abweichend: Die Einschnürung nach der Anfangskammer ist so eng, daß kein Platz mehr bleibt für eine normale Entfaltung der Scheidewand. Dieselbe ist darum rudimentär und geht ohne scharfe Abgrenzung in die relativ große Kalkdute über. Diese findet natürlich keinen Stützpunkt an einer vorhergehenden Dute, geht aber am freien Rande ebenfalls in eine wenig verkalkte Bildung über, die wir als die „Conchinmütze" der

Anfangsdute bezeichnen wollen. Sie setzt sich direkt fort in den Prosipho, eine ebenfalls schwach verkalkte, sagittale Conchinlamelle, die sich auf den ventralen und vorderen Teil der Anfangskammerwand stützt; am freien (dorsalen) Rande ist sie meist verstärkt durch eine querstehende Lamelle. Das ganze Gebilde kann morphologisch mit den „Pfeilern" der anderen Duten verglichen werden, deren Vorläufer es darstellt. Schon das zweite Septum und seine Dute ist ziemlich normal gebildet und läßt alle Teile unterscheiden. Ob seine Chonchindute hinten auch noch blind geschlossen sei (wie das Homologon bei *Nautilus*), wage ich nicht bestimmt zu behaupten, vermute es aber.

I. Die Familie der *Spirulirostrinidae* Naef 1921.

(System, p. 536).

Diagnose: *Sepioidea* mit schlanken, zarten, zwischen *Spirulirostra* und *Sepia* vermittelnden Schulpen, bei denen das Rostrum mit Ventralfortsatz und Capitulum noch voll ausgebildet, aber relativ viel kleiner als bei *Spirulirostra* ist, — bei denen die Seitenkanten als schmale Streifen den im Vorderteil gestreckten dorsoventral zusammengedrückten Phragmocon begleiten, an dem die Septen ventral nach rückwärts gezogen und dadurch konvex und schräg gestellt sind, — bei denen die Anfangskammern noch ähnlich wie bei *Spirulirostra* beschaffen, aber leicht dorsoventral abgeflacht und schräg gedrückt sind. (Weiteres gehört zur Rekonstruktion, Fig. 29).

Hierher nur:

Die Gattung *Spirulirostrina* Canavari 1892.

Mit einer einzigen Art:

Spirulirostrina Lovisatoi Canavari 1892.

Diese in Lehr- und Handbüchern (Zittel, Grundzüge 1921, p. 593) erwähnte, aber nicht richtig beschriebene, noch abgebildete Art (die Originalmitteilung war mir nicht zugänglich, dürfte aber nicht vollständig genug sein), kann ich nach einem in Stuttgart (Naturalienkabinett) liegenden Stück zum ersten Mal genauer darstellen, abbilden und rekonstruieren. Das ist umso wichtiger, als es sich um eine offenbar zwischen *Spirulirostra* und den Sepiiden stehende Form handelt, was den zugänglichen Mitteilungen keineswegs zu

entnehmen war[1]). Dies geht am besten aus der Abbildung (Fig. 29) hervor, die den Kenner auf den ersten Blick an gewisse schlanke Sepiaschulpe erinnern wird (*Sepia officinalis* L. ist für den Vergleich allerdings äußerst ungeeignet; vgl. aber Fig. 30 e!).

Zweifellos ist die ganze Bildung morphologisch als eine weitere Vorstufe des Sepiidentypus anzusehen, wenngleich (vgl. p. 61) das Alter derselben (Miocän) die direkte Einfügung in eine paläontologische „Ahnenreihe" wieder nicht erlaubt.

Die Eigenschaften, in denen eine Anknüpfung an *Spirulirostra* gegeben ist, sind kurz folgende: 1. Der Umriß des Rostrums,

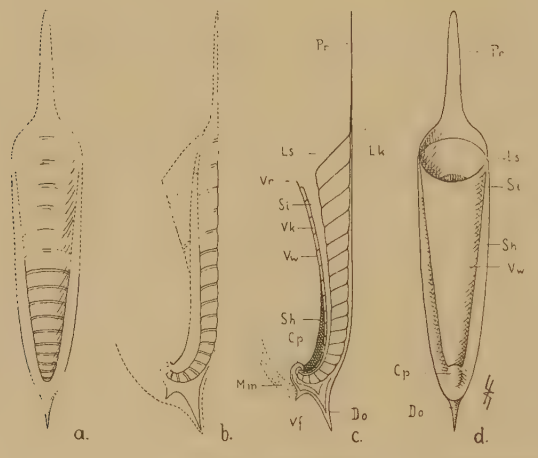


Fig. 29. Fossiler Schulp von *Spirulirostrina Lovisatoi Canavari*. Nat. Größe. — Aus dem Neogen von Cagliari (Sardinien). („Argille fanghiane di Fangano presso Cagliari") (Miocän). Original im Museum von Stuttgart.

a Dorsalansicht; erhaltene und freigelegte Teile mit festen Linien, das Rekonstruierte punktiert eingezeichnet. Man erkennt einen schon durchaus Sepia-artigen Schulp.

b Seitenansicht, eröffnet, unter Freilegung des Phragmocons und Rostrums. Umriß des Mantelsackendes angedeutet, punktiert.

c Idealer Medianschnitt. Rekonstruktion nach *b*.

d Ideale Ventralansicht. Rekonstruktion nach *b*, unter Verwertung der an den Verwandten beobachteten Merkmale (Fig. 23 u. 30).

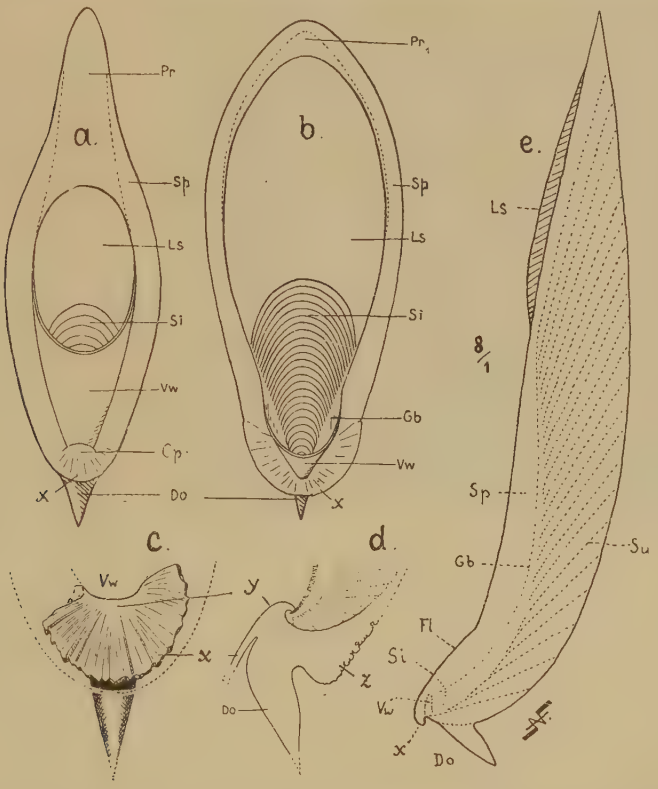
Pr Proostracum. *Ls* Letztes Septum. *Vw* Ventralwand links am freien Rand. *x* Luftkammer am Gabelteil. *Si* Sipho. *Sh* Seitenkante. *Cp* Capitulum mit Anfangskammer. *Mm* Muskelmantel. *Vf* Ventralfortsatz. *Do* Dorn.

Ventralfortsatzes und Capitulums, 2. die deutliche Ventralkrümmung hinten am Phragmocon, 3. die Bildung besonders der ersten Kammern, 4. die nachträgliche Streckung des Phragmocons, 5. der Umriß der Seitenkanten. Alles dieses tritt bei einem Vergleich der Fig. 29 u. 23 ohne weiteres hervor.

---

1) Vgl. Zittel, Grundzüge! Aufl. 1915 und 1921. Sacco (1904, p. 6) vermutet, daß diese Form nur durch isolierte Phragmocone von *Spirulirostra* dargestellt wird. Wie bei dieser Gattung sind nämlich die Scheiden durch die Säure des Mergels oft völlig zerstört und die Kammerschale allein erhalten geblieben. Das Einbettungsmedium ist aber bei *Spirulirostra* gewöhnlich Sand und dadurch das Rostrum besser erhalten.

Fig. 30. Zur morphologischen Ableitung des Sepiaschulps. *a* Eine vor der Kenntnis von *Spirulirostrina* (p. 76) etwa 1914 konstruierte Zwischenform, die *Spirulirostra* und Sepiiden verknüpfen sollte („*Spirulisepia*", vgl. Cephalopoden, Bd. 1, Kap. 40). Dieselbe entspricht nicht in den zu plumpen Proportionen, aber in allen wesentlichen Organisationsteilen der *Spirulirostrina* (Fig. 29), welche es nahelegt, auch für die Sepiiden eine schlankere Schulpform als primär anzusehen. *b* Eine im übrigen typische Sepiaschale. Man beachte 1. die Verdrängung des Proostracums (Pr_1) durch die Seitenkanten (*Sp*) und den Phragmocon (*Ls*), 2. die Verkümmerung der Ventralwand (*Vw*) und der daranschließenden Teile des Phragmocons zur Gabel (*Gb*). *c Belosepia sepioidea.* Rest eines Schulps in der Bayr. Staatssammlung (Schausammlung) in München. $^1/_2$ natürl. Größe. Ventralansicht, völlig Sepia-artig. Der dem Ventralfortsatz entsprechende Teil (*x*) ist sägeförmig, schartig, wohl durch Mazeration der weichen Randpartie.



d Idealer Medianschnitt dazu, mit sorgfältigst eingetragener Alveole. Phragmocon ergänzt, punktiert. Man beachte die gewölbte Anfangskammer und die hornartige Biegung des ganzen Anfangsteiles!

e Jugendlicher Schulp von *Sepia Orbignyana* Fér. (vgl. Fig. 32*a*). $^8/_1$ natürl. Größe. Man erkennt bei der Durchsichtigkeit des zarten Schälchens deutlich die Suturen der Wulstsepten und gewinnt so die Möglichkeit eines Vergleiches mit Fig. 29*b*. Die Seitenkanten sind ganz wie dort angefügt, was die Rekonstruktion von *Spirulirostrina* erleichtert hat. *Fl* Flügelteile der Seitenkanten, *Pr* Proostracum, *Sp* Seitenkanten, *Ls* Letztes Septum, *Si* Sipho, *Vw* Ventralwand, *Cp* Capitulum, *Do* Rostrum (Dorn), *x* Ventralfortsatz (vgl. Fig. 24 B_2), *y* die dem Capitulum entsprechende Vorwölbung bei *Belosepia*, *z* Rückenkamm derselben.

In anderen Merkmalen ergibt sich aber ebenso deutlich eine Annäherung an die Sepien: 1. Schon der Anfangsteil des Phragmocons ist deutlich dorsoventral zusammengedrückt, die Anfangskammer nicht rund, blasenartig; 2. der Dorn ist relativ klein, Sepia-ähnlich; 3. die späteren Kammern erscheinen immer flacher und die Septen sind nicht quer zur Conothek eingefügt, sondern auffallend schräg gestellt und die Sutur auch in der Seitenansicht (Fig. 29 b) nach unten und hinten abgebogen. — Ich nehme an,

Fig. 31. Frisch ausgeschlüpfte *Sepia officinalis* $^4/_1$ nat. Größe. Die Dorsalansicht zeigt das Tierchen in schwimmender Haltung, im Moment, wo die Tentakelkeulen zum Vorschießen bereitgemacht werden, um eine Mysis zu erbeuten. Indem sich die Stiele dann plötzlich verlängern und ebenso blitzschnell zurückziehen, wird das Opfer von den Saugnäpfen momentan erfaßt, zum Munde gebracht, von den Armen fest umschlungen und verzehrt. Man beachte die Habitusähnlichkeit mit *Spirula* (Fig. 26), welche sich in einigen Teilen deutlich ausspricht, während in anderen mehr der spezifische Sepiacharakter hervortritt. Die Primärlidlfalte des Auges ist verschlossen, die spaltartige Pupille von charakteristischer Form. Flossensäume der Ventralarme sind deutlich, im Ruhen, wie die hellen Leisten ventro-lateral am Mantelsack, der dazwischen völlig flach ist, der Unterlage angeschmiegt. Der Flossenumriß zeigt hinten das typische (meist sehr schlecht aufgefaßte) Bild, während am Vorderende das Wachstum noch längst nicht abgeschlossen ist. Dorsal erkennt man hinten auf dem Mantelsack eine ankerförmige Drüsenleiste, das „Hoylesche Organ", das beim Ausschlüpfen wirksam wird und nachher bald verschwindet.

daß diese unverkennbaren Übereinstimmungen mit den Sepiiden noch mit weiteren, nicht beobachteten, verknüpft seien, insbesondere, daß der Sipho gegen vorn eine trichterartige Erweiterung aufweise und die Ventralwand im Zurückweichen begriffen sei. Dadurch kommt die in der Rekonstruktion (Fig. 29, *c, d*) dargestellte Form zustande.

K. Die Familie der *Sepiidae* Keferstein 1866.

Diagnose: *Sepioidea,* an deren Schulp das Periostracum einen längsovalen bis längsrhombischen „Rückenschild" dar-

stellt, indem die nach vorn geschobenen „Seitenkanten“ (p. 77) das Proostracum fast ganz verdrängt haben und topographisch an seine Stelle treten, — bei denen das Rostrum meist noch einen kräftigen Dorn auf dem hintersten Teil dieses Schildes darstellt, aber auch völlig verschwinden kann, — bei denen der Phragmocon in einen dicht blättrig gekammerten, bis gegen das Vorderende des Schildes reichenden „Wulst“teil und einen auf den hinteren Körperabschnitt beschränkten, ventral vom Sipho liegenden „Gabel“-teil zerfällt, in denen beiden die einzelnen Septen sehr schräg von vorne-dorsal nach hinten-ventral geneigt liegen, — bei welchen der Sipho sich sehr rasch erweitert und so z. T. eine bloße Grube anstelle des engen Rohres darstellt, deren Grund sich im Verlauf der späteren Entwicklung sogar vorwölben kann, — bei denen die Ventralarme heute sehr kräftige flossenartige Schwimmsäume tragen und die Flossen selbst zu beiden Seiten des Mantelsackes weit nach vorn wachsen. (Vgl. Cephalop. Bd. 1, Kap. 40.)

Die Anatomie und äußere Morphologie (Fig. 31) des Weichkörpers der Sepiiden kann uns an dieser Stelle nicht weiter beschäftigen, wohl aber müssen wir der Gestaltung des Schulps unsere Aufmerksamkeit schenken, worauf wir durch die vorstehenden Kapitel vorbereitet sind:

Zunächst ist der vollkommene Verlust eines integrierenden Bestandteiles typischer Dibranchiatenschalen, nämlich des Proostracums hervorzuheben, worin sich die Sepien an *Spirula* (p. 72), anzuschließen scheinen. Bei näherem Zusehen ergibt sich freilich, daß bei *Spirula* dieser Teil durch den Muskelmantel (p. 42), bei *Sepia* aber durch den Phragmocon verdrängt ist. Dieser letztere ist, von den Seitenkanten gefolgt, bis gegen das Vorderende des Mantelsackes gerückt, wobei die Schalensepten sehr schräg gestellt werden mußten (Fig. 30) und reicht sogar über die Kragenhafte hinweg. Bei solchem Vorrücken konnte die Ventralwand unmöglich schritthalten. Sie hätte sonst noch tiefer, als dies bei typischen Sepioiden (Fig. 11) geschieht, in den Weichkörper eindringen müssen (vgl. p. 33 und p. 47). Statt dessen bleibt sie bei allen Sepiiden auffallend zurück und erscheint, besonders bei den rezenten Formen (Fig. 35), völlig auf den hintersten Körperteil beschränkt. Der wohl schon bei *Spirulirostrina* erweiterte Sipho wird dabei enorm gedehnt und trennt die ventralen und dorsalen Septenteile weit voneinander. Daraus muß sich eine Ver-

schiedenheit des Baues bei denselben ergeben, die uns bei den modernen Sepien wohl bekannt ist und den Phragmocon in den hinteren und ventralen „Gabel-“ und den vorderen und dorsalen „Wulst“teil (Fig. 32 b), scheidet. Gabel- und Wulstsepten hängen aber natürlich seitlich zusammen (Fig. 30 b).

Dazu kommt, daß der Öffnungswinkel des Phragmocons außerordentlich zunimmt, was sich schon bei der Anfangskammer

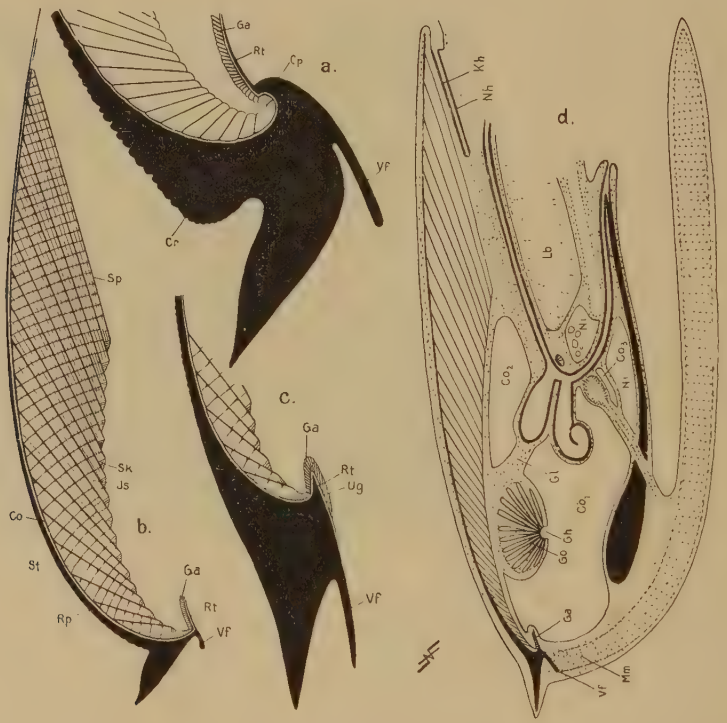


Fig. 32. Medianschnitte durch Mantelsack und Schulpe von Sepiiden, etwas schematisiert.

a Schulp von *Belosepia sepioidea*, wie Fig. 30 u. 33 (nat. Gr.).

b Sepia Orbignyana (jugendlich), eine im allgemeinen dem Typus der *Sepiinae* nahestehende Form. Man beachte die kräftige Ventralkrümmung, die Einbettung des Phragmocons in die Scheide (diese ist, wie bei *a* schwarz, isoliert dargestellt!), die Anordnung der Pfeiler und Zwischensepten (*Zs*) und stelle die Ausdehnung der Siphonalgrube und die den Duten entsprechenden Teile fest! ($^{8}/_{1}$ nat. Gr.)

c Sepia officinalis. Man erkennt eine vereinfachte Form des Rostrums sowie eine modifizierte Gabel und Ventralwand (*Ga*). Dieselbe ist eine Zeit lang normal gewachsen, dann aber überschlug sich die Conothek und die Gabellamellen wurden weiterhin auf den Ventralfortsatz abgelagert (*Üg*). ($^{5}/_{1}$ nat. Gr.)

d Mantelsack im Medianschnitt. Der Muskelmantel (*Mm*) setzt an althergebrachter Stelle (Fig. 24 B_2), nämlich am Ventralfortsatz (*Vf*) an (nat. Gr.)

äußert. Diese erscheint statt blasenförmig mehr oder weniger flach, schüsselartig. Damit muß aber auch die Ausbildung eines typischen Capitulum sich verwischen, was bei den eigentlichen Sepien völlig geschehen ist (Fig. 32).

Endlich sind die Teile der Scheide nach Lage und Proportionen verändert: Die Seitenplatten sind dem Phragmocon bis ans Vorderende des Mantelsackes gefolgt und stoßen daselbst (Fig. 30b) in ovaler Kurve zusammen, da ein freies Proostracum völlig fehlt. Nach hinten erreichen sie in ähnlicher Form die Medianlinie, wo sie sich unter Vermittlung eines Schaltstückes, das entwicklungsgeschichtlich deutlich different heraustritt, und dem Processus ventralis (p. 67) entspricht, verbinden. Damit ist die Masse der peripheren Scheidenteile, an denen der Muskelmantel ansetzt, zum einheitlichen Rand des „Rückenschildes" geworden, und das Periostracum erscheint in dessen Gestalt als flache bis hoch gewölbte Platte, in welche die Phragmoconteile eingebettet sind (Fig. 32 b). Auf dem hinteren Ende derselben bildet das Rostrum nur noch einen (relativ) unbedeutenden Dorn, der keine beträchtlichen Teile der Kammerschale mehr einhüllt. An ihn anschließend finden sich (Fig. 32 a) zum Teil dorsomediale kammartige Erhebungen auf dem „Rückenschild".

Im Einzelnen finden sich sehr beträchtliche Unterschiede zwischen den im Eocän (Palaeocän) vorkommenden *Belosepiinae* und den erst im Miocän auftretenden *Eusepiinae*.

1. Die Unterfamilie der *Belosepiinae* Naef 1921.

Diagnose: *Sepiidae*, deren Phragmocon wenigstens im Anfangsteil noch ziemlich typische Sepioiden-Charaktere (deutliche Ventralkrümmung der hochgewölbten ersten Kammer, engen Sipho entfernt stehende Septen) zeigt, — bei denen die Ventralwand des Schulps (Gabel) dauernd einen ähnlichen Bau wie bei *Spirulirostra*, beibehält, — bei denen die Luftkammern auch im Wulstteil nicht völlig von einem Gerüst von Pfeilern und Zwischensepten durchsetzt werden, — bei denen stets ein sehr kräftiges dorsal abgebogenes Rostrum vorhanden ist, an dessen Grund sich mediodorsal ein unregelmäßig höckeriger Kamm als besondere Differenzierung der Scheide anschließt, — bei denen der hinterste Teil des Rückenschildes ventral eine Skulptur aus radial vom Grunde der Gabel ausstrahlenden, scharfen Rinnen aufweist (Fig. 30c, d, 32a, 33)).

Hierher nur

Die Gattung *Belosepia* Voltz 1930,

mit zahlreichen, zum Teil unsicher gekennzeichneten Arten, deren Unterscheidung für uns kein allgemeines Interesse hat. Dazu gehören:

Saepia †, Cuvier 1824 (Annales), Taf. 22. Fig. 1—3.
Sepia Cuvieri d'Orb. 1825, p. 67. Deshayes 1825, Taf. 101, Fig. 7—9.
Beloptera sepioidea Blainv. 1825, p. 622, Taf. 59, Fig. 1
Sepia Cuvieri Sowerby 1829, Taf. 59, Fig. 1. Hierher auch *S. brevispina.*
Beloptera Cuvieri Buckland 1836, Taf. 44', Fig. 15.
Belosepia Cuvieri Voltz 1836, p. 6.
Sepia longispina, longirotris, Blainvillei Deshayes 1837, Taf. 101, p. 757.
Sepia Cuvieri Fer. u. d'Orb. 1839, Taf. 3, Fig. 4—6.
„ *sepioidea* „ „ 1839, Taf. 14, Fig. 4—12.
„ „ „ „ 1839, Taf. 16, Fig. 7—9 (s. Zittel, Grundzüge).
Sepia sepioidea d'Orb. 1845, p. 269. 1846, Taf. 1, Fig. 4—8 (vgl. Pal. franc. tert.).
Sepia Cuvieri Quenst. 1849.
Belosepia sepioidea Edwards u. Wood 1849 u. 1877.
Sepia sepioidea d'Orb. 1950, Prodr. 2, p. 338.

Dazu auch *S. Cuvieri, longispina, longirostris, Blainvillei* Desh.
Belosepia longispina Cheun 1859, p. 46, Fig. 140, 141.
„ *sepioidea* „ 1859, p. 46, „ 142.
„ *sepioidea* var. *longirostris* p. 46, „ 143, 144.
„ „ Keferstein 1866, p. 1441, Taf. 120, Fig. 11—12.
„ „ Fischer 1887, p. 557, Fig. 135 (Zeichn. n. Mun-Chalmas).
„ *Blainvillei* Zittel 1885, p. 514, Fig. 707—708.
„ *sepioidea* Crick 1894, Taf. 10.
„ *Blainvillei* Pompecky 1912, p. 1961, Fig. 58.
Sepia vera Desh. 1866, Taf. 106, Fig. 11—12. Cossm. u. P. 1913, Taf. 60, Fig. 1—1.
Belosepia sepioidea Blainv. Cossm. u. P. 1913, Taf. 60. Fig 2—1.
„ *Oweni Desh.* ibid. Fig. 2—2.
„ *brevispina Sow.* ibid. Fig. 2—3.
„ *Blainvillei Desh.* ibid. Fig. 2—4.
„ *tricarinata Watelet* ibid. Fig. 2—6.
B. (Stenosepia) compressa Blainv. ibid. Fig. 2—5.

Die morphologisch-systematische Stellung dieser Fossilien hat, wie die Namengebung dartut, schon Cuvier (1824) richtig fixiert. Blainville (1825) erkannte die Verwandtschaft mit typischeren Sepioiden (unserer Beloptera) und Voltz (1836) den vermittelnden Charakter. Buckland (1836) (Taf. 44', Fig. 15) sieht in der „*Beloptera*" eine „Zwischenform zwischen Belemnit und der Schale oder Scheide der *Sepia officinalis*", die er daneben sehr gut abbildet (l. c. Fig. 4). Diese im Einzelnen verfehlte Formel legten spätere Autoren fest (vgl. z. B. Lang 1900, p. 99, Fig. 107 b).

Abgesehen von vielen Anklängen an den Spirulirostra- bzw. Spirulirostrinatyp, zeigen die Belosepien einige wesentliche Be-

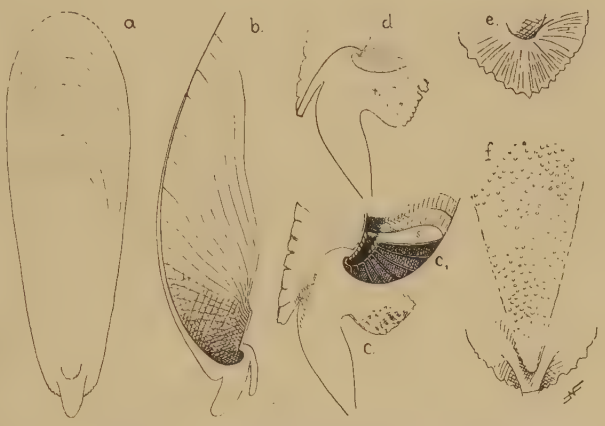


Fig. 33. Schulpe von *Belosepia*. *a* Dorsalansicht, *b* Mittelschnitt eines Schulps von *B. sepioidea* nach Edwards u. Wood 1877, beinahe vollständig erhalten. $^1/_2$ natürl. Größe. — Man beachte die Wölbung, den Verlauf der Suturen, die Ventralwand. *c* Ein Fragment aus der Schausammlung in München (Bayr. Staatssammlung), das bei *d* im (konstruierten) Mittelschnitt zu sehen ist. *e* Ventralansicht des Hinterteils, *f* Dorsalansicht eines Fragments im Brit. Museum nach Crick 1894. Taf. 10. c_1 Hinterster Teil der Alveole mit Septen, Siphonalduten, Pfeilern, Suturlinien usw. nach Edwards 1877, Taf. 1, Fig. 6 entworfen (verbessert und interpretiert) und in die Fig. c so eingefügt, wie es der natürlichen Lage entspricht. *s* Letztes Septum, darauf noch zwei Suturlinien.

sonderheiten: Die Schulpe sind stark gewölbt, auch im Querschnitt, und zwingen dazu, eine lateral zusammengedrückte Gestalt des Tieres, gegenüber der dorsoventral mehr oder weniger abgeplatteten der *Euscpiinae* anzunehmen.

Darin standen sie offenbar den anderen Sepioiden noch näher und man wird auch die spezielle Form der Ventralarme, die bei Sepia mit der Mantelform in Zusammenhang steht (Fig. 31),

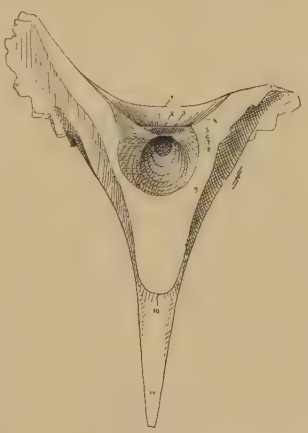


Fig. 34. Das Fragment der Fig. 30, 33 *c—d*, von hinten betrachtet. *1* Stelle des reduzierten Capitulum (Fig. 32 *a*), *2* Rest der Ventralwand, *3* Innenseite derselben mit Gabellamellen, *4* Verlauf der Gabel, *5* erste Sutur (Anfangskammer), *6—8* weitere Suturen, *9* Bruchstelle, *10* Crista, *11* Rostrum. (nat. Gr.)

nicht so unbedingt bei den Belosepien einsetzen dürfen; auch die Flossen dürften bei diesen noch mehr auf das Hinterende beschränkt gewesen sein. Im übrigen muß ihre Gestaltung durchaus Sepia-artig gedacht werden.

2. Die Unterfamilie der *Sepiinae* Naef 1921.

Diagnose: *Sepiidae*, deren Phragmocon ziemlich von Anfang den ausgesprochenen Familiencharakter, nämlich flache Anfangskammer, flachen weiten Sipho, dicht stehende Septen, deutliche Scheidung von Wulst- und Gabelteil zeigt, — bei denen die Luftkammern nicht in typischer Form in die Gabel (Ventralwand) hineinreichen, — bei denen ein Gerüst von Pfeilern und Zwischensepten die flachen Luftkammern durchsetzt, — bei denen das kleine und manchmal sogar fehlende Rostrum nur ausnahmsweise von einem kleinen höckerigen Längskamm begleitet oder ersetzt wird.

Hierher gehört neben einigen seltenen modernen Typen [1]), die in diesem Zusammenhang kein besonderes Interesse beanspruchen können:

Die Gattung *Sepia* L.

Dieselbe enthält eine große Zahl lebender und etwa ein Dutzend mehr oder minder wohl gekennzeichneter fossiler Arten. Diese letzteren treten seit dem Miocän auf und gleichen in allen Teilen den bekannten rezenten Typen, die wir darum voranstellen wollen.

a) Die rezenten Sepia-Schulpe.

Die allgemeine Gestalt der Sepiaschale („Sepion", „Sepiostaire", „Osselet interne") ist aus der Natur, sowie den Lehr- und Handbüchern wohl bekannt, ebenso seine gröberen Teile, nämlich 1. „Schild" („bouclier", „Rückenplatte"), 2. „Rostrum" („Dorn", „spine"), 3. „Wulst" („Spongioid tissue"), 4. Gabel. Daß die beiden letzten Teile dem Phragmocon entsprechen, wußte schon Voltz (1830), ebenso, daß eine innerste Schicht des Schildes („teste alvéolaire") der Conothek eines Belemniten entspricht, das übrige aber als Scheide („gaîne") zu betrachten sei. Etwas eingehender sind diese Homologien von Riefstahl (1885) dargelegt worden [2]) Eine genauere Analyse verdanken wir aber erst Appel-

1) Unter den lebenden *Sepiinae* stehen die Gattungen *Sepiella*, *Hemisepius* *Metasepia* abseits, in der Weise, daß sie als sekundäre Varianten des allgemeinen Sepiatyps erscheinen, von dem sie sich nicht wesentlich entfernen. Jedenfalls zeigen sie keine engeren Beziehungen zu den älteren Belosepien und kommen damit für uns nicht weiter in Betracht. Die Verbindung mit den Urformen der Familie ist also durch die heutige Gattung *Sepia* zu knüpfen. —

2) Er schreibt: „Daß die äußere Platte dem Rostrum der Belemniten, der Internteil dem Phragmocon entspricht, indem die Wulstlamellen auf den hinteren Rand der

löf (1893) der den mikroskopischen Bau und die Entwicklungsgeschichte an Schliffen studierte.

Wir können zu Appellöfs Darstellungen im Einzelnen wenig Neues beitragen und verweisen für dieses Wenige auf unsere spätere Darstellung der neapolitanischen Sepien (Cephalopoden, Bd. I, Kap. 40). Was an dieser Stelle wesentlich erscheint, ist die Anknüpfung an eine morphologische Reihe, als deren Endglied sich uns *Sepia* darstellt. Daraus ergibt sich eine genauere und vor allem lehrreichere Homologisierung der einzelnen Teile und Verhältnisse, sowie ein sozusagen rationaler Zusammenhang. Denn in der Reihenstellung bietet jedes Glied die Voraussetzung für das Verständnis des Folgenden, wie wir im Einzelnen bereits dargetan zu haben glauben (vgl. unten p. 76—78).

Die Gattung *Sepia* zeigt in der Gegenwart eine sehr große Artenzahl und relativ bedeutende Formenmannigfaltigkeit, so daß man hoffen könnte, aus derselben Material für historisch-morphologische Studien zu gewinnen. Leider ist die größere Zahl der Arten zu schlecht bekannt und es fehlt insbesondere fast jede Kenntnis der jugendlichen Schulpe. Darum beschränken wir uns zunächst auf die Betrachtung derjenigen von *Sepia officinalis* als der zugänglichsten Art, um daran weiterhin einige vergleichende Betrachtungen zu knüpfen.

Eine allgemeine Orientierung über Form und Lage des Schulps beim älteren Embryo findet man bei Fig. 8 d, von der wir ausgegangen sind. Er zeigt im Gröbsten dieselben Verhältnisse wie beim Erwachsenen, doch sieht man ohne weiteres, daß die Wölbung noch viel beträchtlicher, die Kammerung als solche unverkennbar deutlich ist. (Haut und Schulpe sind zart und durchscheinend!) Die Exzentrizität des Zuwachses erinnert an die typische Ventralkrümmung und die einzelnen Septen zeigen in der Aufsicht (Cephalopoden, Bd. II, Taf. 20, Fig. 5, 6) deutliche, zuerst runde Grübchen an der Stelle des Sipho. Bei den ersten Septen fehlt eine deutliche Differenzierung in Wulst- und Gabelteil (vgl. Fig. 38) und

Schale durch die Gabellamellen fortgesetzt werden, daß die umgeschlagenen hinteren Ränder der Wulstlamellen als Siphonalduten aufzufassen sind, und daß bei den Belemniten der Grund zu dem häufigen Herausfallen der Phragmocone aus dem Rostren wahrscheinlich in einer der Mittelplatte entsprechenden Epicuticula der Phragmocone zu suchen ist, dies alles hat Voltz vor 55 Jahren geistreich nachgewiesen."

Riefstahls Lehre, daß der Schulp durch Intuszeption wachse, ist als längst widerlegt zu betrachten.

tritt erst im weiteren Verlauf allmählich schärfer hervor. Das Rostrum wird erst gegen die Zeit des Ausschlüpfens sichtbar, welches nach der Bildung des 8. Septums erfolgt. (Frühgeburten sind im Aquarium das Gewöhnliche!) Ein Proostracum fehlt schon den Embryonalschulpen; doch ist der (weiche) dorsomediale Rand

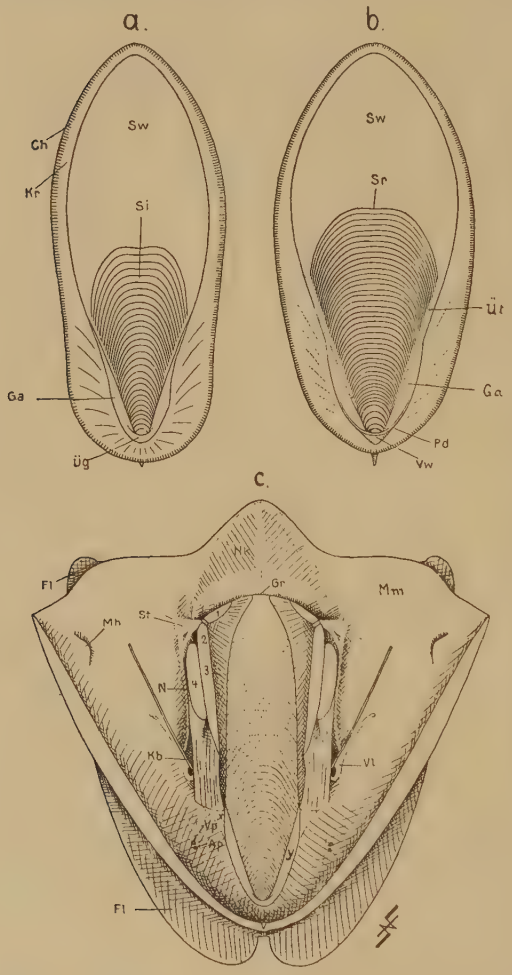


Fig. 35. Morphologie und Topographie des Schulps von *S pia officinalis*. *a* Schulp eines halbreifen weiblichen Tieres in $^3/_5$ nat. Gr. Derselbe gehört einer Varietät mit besonders kurzem, sich auf die hintere Körperhälfte beschränkendem Siphonalteil an und steht damit im Gegensatz zu *c*. *b* Schulp eines jugendlichen Exemplars, bei dem die Gabel noch die typische Bildung aufweist, indem die Ventralwand (*Vw*) frei vorsteht und in den Weichkörper (Fig. 32 a) einschneidet. ($^3/_2$ nat. Gr.) *Ch* Unverkalkter Chitinrand des Schulps, *Kr* verkalkter Teil desselben, weiß erscheinend, *Sw* Letztes Septum des Wulstteils, *Si* Siphonalteil, *Ga* Gabel, *Üg* Übergeschlagener Rand desselben, im Gegensatz zur jugendlichen Schale gebildet, bei der der freie Rand der Conothek (*Rd*) und die Ventralwand (*Vw*) sichtbar sind. *c* Einfügung des Schulps in den Weichkörper, insbesondere Beziehung zu Muskelmantel (*Mm*), primärem Mantel (*Nk*) und Kopffußretractoren (*1—4*). $^3/_5$ nat. Gr. „Ausgeweideter Mantelsack". Man sieht die Schale großenteils durchschimmern. Der vorderste Teil, oberhalb der leicht gebogenen Linie zwischen den Stellarganglien, welche die hintere Grenze der dorsalen Mantelhöhle bezeichnet, ist nur vom primären Mantel, der hier verknorpelt ist („Kragenhafte"), und im Leben an der „Nackenhafte" (Fig. 3b) adhäriert, bedeckt. Medial von den Stellarganglien sieht man drei mächtige Muskeln durchgeschnitten, die auf dem freien Rand des Rückenteiles und den angrenzenden Teilen des Wulstes, bzw. den entsprechenden des Schalensackes ansetzen, die Kopffuß-(*1, 2, 3*) und Trichter- (*4*) Retraktoren. Die hinteren Teile der Seitenplatten sind vom Muskelmantel, der hier auf der ventralen Seite derselben inseriert, bedeckt. Die Gabel, die medialen Teile der Siphonalgrube, ein Teil der letzten Wulstlamelle und zwei kleine Ecken des Schildrandes (*x*) sind nur vom Schalensack bedeckt, ohne Muskelansätze. Die gesamten Eingeweide sind ausgeräumt, die Kiemenbänder dicht am Mantel abgelöst (*Kb*).

des Schildes auf frühen Stadien immerhin leicht vorgezogen und zugespitzt (Fig 38 f, g). Die letztgebildete Kammer ist stets von gallertigem Conchin erfüllt, das sich erst nachträglich zerklüftet. Doch sind Pfeiler (Fig. 37) von Anfang an vorhanden. Sie stellen bei den ersten Kammern isolierte Bälkchen dar, die sich später erst zu längsparallel gestellten Septen anordnen („Lames verticales"). Die Seitenplatten verstreichen nach hinten (vgl. Fig. 38) und hängen nur durch eine derbe, umgebogene Kante (Fig. 37 a *20*) zusammen, in der wir ohne Besinnen den Ventralfortsatz erkennen.

Aus diesen embryonalen werden die Verhältnisse des jugendlichen Schulps (Fig. 35 b) ohne weiteres verständlich. Das Verstreichen der Seitenkanten nach hinten, der relativ schmale Ventralfortsatz, der den kleinen Dorn großenteils sichtbar werden läßt, sind hervorzuheben. Besonders charakteristisch ist aber, daß die Ventralwand noch in typischer Form aufrecht dasteht, während sie später von den Gabelsepten überwuchert wird (Fig. 32).

Der jugendliche Schulp von *Sepia officinalis* (und ähnlich verhalten sich viele andere Sepien) gleicht so dem von *Sepia aculeata* d'Orb. und ihrer Verwandschaft, welche über dieses Stadium nie hinauskommen. [Kennzeichnend für diese Gruppe ist der wenig ausgebildete Hinterrand, der nicht so scharf zurückgebogen ist, der freistehende Dorn und die hinten noch aufgerichtete Gabel[1])].

Die feinere Struktur des Wulstes zeigt noch einiges Interesse: Zunächst sei hervorgehoben, daß die Stützlamellen (Pfeiler) nach vorn hin regelmäßiger werden, fast parallel nebeinander laufen, sich dabei langsam verzweigen und schließlich fächerartig etwas auseinanderstrahlen. Am Vorderende jeder Kammer finden sich so lauter getrennte, sehr schmale Nischen („Cloisons verticales"). Die Zwischensepten reichen nicht so weit. Alle Stützlamellen sind auf dem Rande, der das ältere Septum berührt, fast eben, da, wo das neue aufgelegt wird, aber seltsam mäandrisch gekräuselt. Dadurch entsteht dasselbe Bild wie bei den Suturen der Ammoniten und wir sind berechtigt, die Ähnlichkeit der Form auch bio-mechanisch ähnlich zu interpretieren: Offenbar verteilt sich auf diese Weise die Stützung gleichmäßiger auf die stützungsbedürftige Fläche, womit zugleich eine Steigerung der Elastizität

1) Hierher gehören: *S. aculeata* d'Orb. 1839, Taf. 5 *bis*, Taf. 25, Fig. 4; *S. Rouxii* ibid. Taf. 19, Fig. 7; *S. Blainvillei* ibid. Taf. 21, Fig. 4; *S. rostrata* ibid. 1826 Taf. 26 etc.; *S. microtyledon* Ortmann 1890 (sehr hohe Gabel!); *S. framea* Ortmann 1890; *S. Köttlitzi* Hoyle 1901.

verbunden ist. So faßt die Sache schon Buckland (1836) (vgl. Agassiz 1838) auf, wenn er (Erklärung zu Taf. 44') bemerkt: „Die geschlängelte Form dieser Wände macht, daß sie, wie die blätterigen Ränder der Querwände der Ammoniten, leichter dem Drucke widerstehen".

Eine genauere Betrachtung verlangt auch die Einfügung des Schulps in die Muskelmasse des Weichkörpers (Fig. 35 c). Daß es nicht angeht, einfach zu sagen: der Schulp stecke im Mantel,

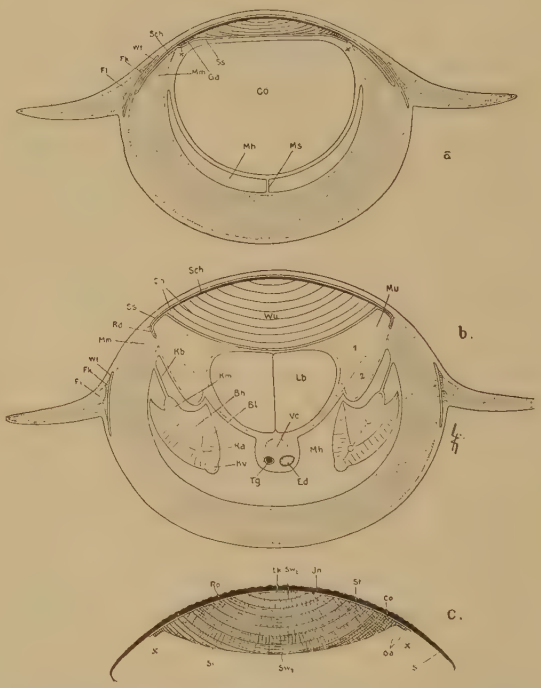


Fig. 36. Typische Querschnitte durch Hinterkörper und Schulp von *Sepia officinalis*, zur Veranschaulichung der topographischen Beziehungen zwischen Muskelmantel, Flossen, Kopffuß- und Trichterretraktoren, Kiemen usw.

a im hintersten Teil (d. h. im Bereich d. Sipho u. d. Flügel), *b* in der Mitte des Schulps (vor dem Siphonalteil). Man vergleiche auch Fig. 35 und beachte, daß bei *a* der Muskelmantel auf der Ventralseite, bei *b* auf der (umgebogenen) Dorsalseite derselben ansetzt. Die Flossen sitzen gelenkig auf dem hintersten Teil der Schale und dem Muskelmantel auf (vgl. oben p. 34 f). Vor der Gabel auf der Innenseite der Seitenplatten inserieren (Fig. 35 c) die mächtigen Kopffuß- und Trichterretraktoren, die zum Teil auf den Wulst übergreifen und die Leber zwischen sich einschließen. (Man vgl. *Spirula*, (Fig. 26 c.) *Kb* Kiemenband, *Ka* Kiemenarterie, *Kv* Kiemenvene, *Km* Kiemenmilz, *Tg* Tintengang, *Vc* Hohlvene, *Ed* Enddarm. *Fl* Flossenmuskulatur, *Fk* Flossenknorpel. *Wt* Flossenwurzeltasche (vgl. p. 34), *Sch* Schale (Seitenplatte), *x—x* Sipho, *Ga* Gabel, *Ss* Schalensack, *Cö* Cölom, *Mh* Mantelhöhle, *Ms* Mantelseptum, *Mm* Muskelmantel, *Rd* Umgebogener Schalenrand, *Sp* Septum, *Wu* Wulst, *Mu* Muskelmasse (1 : Kopffuß = 2 : Trichterretraktor), *Kb* Kiemenband, *Km* Kiemenmilz, *Bh* Anheftungsfalte des Kiemenblättchens *Bl*, *Ka* Kiemenarterie, *Kv* Kiemenvene, *Tg* Tintengang, *Ed* Enddarm, *Vc* Vena cava, *Lb* Leber.

c Schale zwischen *a* und *b*, ohne Weichteile. Man erkennt in der (vorn getroffenen) ältesten Kammer (*Lk*) die oben (p. 87) genannten Nischen, in den späteren die Zwischensepten (*In*) und überall die Pfeiler (*St*).

Sp Seitenplatte, *Ga* Gabel, *Co* Conothek, *St* Pfeiler, *In* Zwischensepten, Sw_2 das zweite getroffene Septum, *Lk* älteste Kammer, *Rp* Rückenschild (Periostracum), *x—x* Siphonalteil, *Si* Siphonaldute, Sw_1 der erhabene Grund des Sipho, d. h. die früheste der anstoßenden Septen, am Übergang in die Dute getroffen (vgl. Fig. 30 *b*).

brauchen wir hier nicht mehr hervorzuheben. Daß bei einem Sepiiden der Ursprung des Muskelmantels nirgends mehr mit dem primären Schalenrand zusammenfallen kann (vgl. p. 81 sowie Fig. 30) ist klar. Wir haben ja einen „sekundären Schalenrand" vor uns, der größtenteils den Seitenkanten homolog ist, die nun bis zum Vorderende reichen. Am Hinterende dagegen tritt das morphologische Äquivalent des „Ventralfortsatzes" ein und bringt, seiner Geschichte entsprechend, einen besonderen Zug in die Beziehungen zwischen Muskelmantel und Schale. Doch verhalten sich auch die Seitenplatten nicht ganz gleichmäßig, was im Anschluß an *Spirulirostra* leicht zu verstehen ist: Im hinteren Teil, der (bei manchen Arten stärker als bei der vorliegenden) etwas seitlich heraustritt und als „Flügel" bezeichnet werden soll, inseriert der Muskelmantel wie am Ventralfortsatz, d. h. auf der nach unten-vorn gerichteten Seite (vgl. Fig. 24 B_2) des sekundären Schalenrandes und dringt dabei bis gegen die Gabel vor (Fig. 35 c). Bei der mit *x* bezeichneten Stelle rückt er wieder nach außen, um den freien (unverkalkten) Rand zu erfassen. Derselbe wird an dieser Stelle eigentümlich umgebogen (Fig. 36 b: *Rd*), so, daß der Muskelmantel nun direkt auf die Außenseite des Schildes gelangt und daselbst in gleicher Weise bis zum Vorderrande reicht, wo der umgebogene Rand sich etwas streckt und der Muskelmantel fast verstreicht, um nur als dünnes Band die andere Körperseite zu erreichen. Dieses Verhalten ist vom Proostracum übernommen, das ja hier durch die Seitenkanten verdrängt ist, während das der Flügel dem der Conusfahne bei *Trachyteuthis* (Fig. 52) in höchst auffallender Weise entspricht und damit ein schönes Beispiel atypischer Ähnlichkeit („Konvergenz") liefert. Denn natürlich kann von einer nahen Verwandtschaft keine Rede sein.

Auch die Insertion der Kopffußretraktoren an der Schale ist zu beachten und mit dem Verhalten bei *Spirula* (Fig. 26) zu vergleichen. Dabei wird man die Übergangsformen der Fig. 23, 29, 30 in Betracht ziehen müssen und so eine neue Illustration der Einheitlichkeit des Sepioidentypus erhalten. Während bei *Spirula* der primäre Schalenrand frei in den Weichkörper hineintritt und mit seinen seitlichen Rändern die Insertionsstellen für die Kopffußretraktoren liefert, ist die homologe Bildung bei *Sepia* erst zu erschließen gewesen: Wir haben sie im Gabelrand gefunden und in der Tat folgen die entsprechenden Muskeln demselben rückwärts. Nach vorn hin ist allerdings durch die Längsstellung der

Septen notwendig eine Verschiebung eingetreten. Doch ist die typische Ähnlichkeit bei vergleichender Betrachtung der Fig. 26 u. 35 augenscheinlich, auch in der Art, wie sich die Trichterretraktoren an die Kopffußretraktoren seitlich anschließen. Für die Rekonstruktion der zwischenliegenden Formen ist damit eine gute Grundlage geschaffen, die auch der Fernerstehende auswerten könnte.

Einige Bauverhältnisse der Schale selbst werden auf Fig. 37 an Hand schematischer Medianschnitte erläutert: Insbesondere gilt dies von der Schichtung des Schildes, die bei Appellöf (1893) und zum Teil schon bei seinen Vorgängern zwar richtig beschrieben ist, aber keine morphologische Erklärung gefunden hat. Natürlich haben wir auch hier drei Hauptschichten zu erwarten: Ostracum, Hypo- und Periostracum. Die beiden ersteren sind ohne weiteres zu identifizieren, wenn wir von der Kammerschale ausgehen (Fig. 37 c: 5 u. 6). Gehen wir dagegen von der Rückenfläche aus, so finden wir komplexe und verwirrende Verhältnisse Die ganze Randpartie, bis zur Linie 3, ist unverkalkt, biegsam und könnte leicht als besondere morphologische Einheit aufgefaßt werden. Offenbar handelt es sich aber nur um unfertiges Material, denn dieselben Schichten lassen sich als verkalkte in die älteren Schalenteile verfolgen. Dann aber finden wir scharf zwei Lagen (1, 2) unterschieden, von denen die untere vorn überhaupt die mächtigste ist. Wollte man nur die äußere als Scheide ansehen, wie es dem Augenschein entspricht, so bliebe für die innere keine Deutung. Nachdem wir aber erkannt haben, was die Seitenplatten sind und daß dieselben bei den Sepien bis zum Vorderende reichen, ist die Lösung gegeben: Die Scheide überragt auch vorn als freie Kante den Phragmoconteil und wächst in doppelter Weise, nämlich auf den nach oben und unten gekehrten Seiten, zu. Die Matrix an letzterer Stelle (7—8) erzeugt eine besondere, dem Hypostracum in der Lagerung und allmählichen Verdickung entsprechende Platte. Dieselbe setzt sich, ebenso wie der zugehörige Streifen verstärkten Schalenepithels direkt zu den Seitenkanten fort, sodaß diese Deutung völlig den Tatsachen entspricht.

Die Auffassung des Phragmoconteils im Gebiet des Wulstes macht keine Schwierigkeiten. Man konstatiert die fortgesetzte Absonderung von weichem Conchin (Fig. 37 c: *16*) mit eingelagerten Pfeilern (*17*), die mit der Bildung von Septen (*15*) abwechselt. Die erzeugten Kammern (*k*) sind zunächst ausgefüllt durch das Conchin, welches später unter Zerklüftung durch Gas ersetzt wird

(Appellöf 1893, Taf. 5). Dabei erhält sich das geschrumpfte Conchin in den Zwischensepten (*17* a), die im vordersten Teil der Kammern allerdings (Fig. 36 c) fehlen, im hinteren (Fig. 36 b) dagegen regelmäßig ausgebildet sind. Auch Stützleisten sind typisch ausgebildet (Fig. 37 c: *13*).

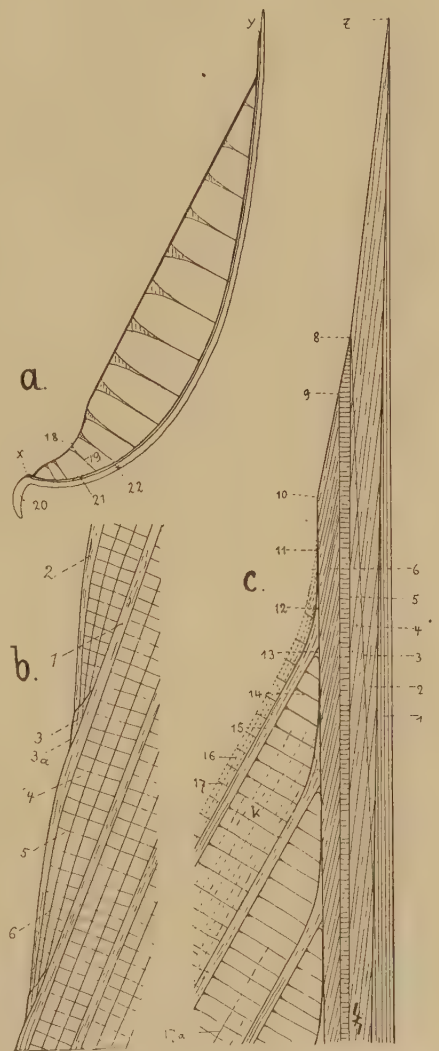


Fig. 37. Medianschnitte durch den Schulp von *Sepia officinalis*. (Zum Teil nach Appellöf 1893, interpretiert und schematisiert.)

a Embryonaler Schulp, nach Bildung des ersten Septums mit Siphonalduten (*18*). Erläuternd ist schon hier Primärschale (*21*) (Ostracum und Hypostracum) und Sekundärschale (*22*, Periostracum) unterschieden, was wohl an den Präparaten nicht möglich ist, weder an entkalkten Schnitten, noch an Schliffen (vgl. Appellöf, Taf. 6, Fig. 2). Schon hier erscheint der Phragmoconteil, d. h. die ausgeflachte Anfangskammer ganz in die Scheide eingelassen, an der bereits der rückgebogene Ventralfortsatz zu beobachten ist (*20*), *19* Pfeiler im Bereich des Anfangssipho, einem Prosipho entsprechend (Fig. 27).

b Schliff durch die der Siphonalgrube zugekehrten Teile (vgl. Appellöf, Taf. 2, Fig. 1 und Taf. 5, Fig. 4). *1* Septum, *2* Siphonaldutenteil des folgenden, *3* „Ausfüllungssubstanz des hinteren Kammerwinkels". *4* Luftkammer, *5* Pfeiler darin, *6* Zwischenseptum (vgl. Fig. 32 bei *Sk*).

c Schnitt durch das Vorderende des Schulps (vgl. Fig. 32 a u. Appellöf, Taf. 2, Fig. 2). *1* Außenschicht des Periostracums (Appellöfs „Rückenplatte"), *2* Innenschicht desselben („Mittelplatte"), *3* Verkalkungsgrenze, *4* verkalkter Teil der Mittelplatte, *5* Ostracum, *6* Hypostracum („schwarze, gelagerte Schicht der Innenplatte"), *7* wachsender Vorderrand, dem Periostracum angehörig, *7—8* Zuwachszone der Innenschicht desselben, *8—9* Zuwachszone des Ostracums, *9—10* Zuwachszone des Hypostracums (diesen Zonen entspricht je ein besonderer Teil des Schalenepithels als Bildungsmatrix), *11—16* weiche gallertige, geschichtete Schalenmasse mit eingelagerten Pfeilern (*17*), einer folgenden „Höhlenschicht" entsprechend, die durch Schrumpfung der Füllung erst nach Absonderung des neuen Septums Hohlräume ausbildet, *12* Anheftung des vorangehenden Septums (*15*) am Hypostracum, *13* Stützleiste („Ausfüllungssubstanz des vorderen Kammerwinkels"), *14* Pfeiler, *15* (siehe bei *12!*), *16* (siehe bei *11!*), *17* (siehe bei *11!*), *17a* Zwischenseptum, *k* letzte Kammer.

In der ventralen Begrenzung des Wulstes (Fig. 37 b) erkennen wir hinter dem letzten Septum den Siphonalteil des Schulps mit den streifenförmigen Homologa der Siphonalduten (*2*) als Fortsetzung der Septen (*1*). Eigentümlich bleibt eine gewisse Modifikation der Pfeiler im Bereiche der Duten und die Ausbildung einer Art von Kittleisten im medialen Abschnitt (*3*). Sie scheinen lateral zu fehlen (vgl. Appellöf 1893, Taf. 5, Fig. 1 u. 3) und sind wohl als eine Modifikation der Pfeiler im „hinteren Kammerwinkel" aufzufassen. (Vgl. Fig. 27 a.)

b) Die fossilen Sepia-Arten.

An fossilen Sepien sind zahlreiche Arten bekannt geworden, deren Schulpe allein vorhanden und zum Teil noch weniger vollständig als bei lebenden (p. 84) gekennzeichnet sind. Soweit meine Anschauung und die aus der Literatur geschöpften Kenntnisse reichen, handelt es sich durchweg um Formen, die sich den lebenden eng anschließen und nichts über die Vorgeschichte derselben aussagen können. Bei einzelnen Stücken, wie sie insbesondere aus den miocänen Mergeln Italiens und Sardiniens bekannt geworden sind, beobachtet man (wie bei einigen rezenten Sepien des *aculeata*-Typs) am Vorderende eine leichte Vorbuchtung des gerundeten Randes, worin das (einstige) Vorhandensein eines Proostracums noch nachklingen mag (vgl. Fig. 38). Aus früherer Zeit stammende Fossilien der Gattung kennen wir nicht[1]). Offenbar handelt es sich bei den miocänen *Sepiinae* um die Abkömmlinge von eocänen Belosepien, von denen sie sich außer den besprochenen morphologischen Kennzeichen durch eine zarte Beschaffenheit des Schulps und geringere Größe unterscheiden. Dieselbe entspricht im allgemeinen der von kleinen rezenten Arten (etwa *S. Orbignyana*).

An Beispielen seien genannt: 1. *S. Michelottii* (Gastaldi 1868, p. 226, Taf. 5; vollst. Schulp aus dem Mergel bei Superga, mittl. Mioc.). 2. *S. Craveri* (ibid. Taf. 4) aus pliocänem Mergel von Brá. 3. *S. Vindobonensis* (Schloenbach 1869, vollst. Schulp!) aus dem Neogen bei Wien (Tegel v. Baden). 4. *S. Lovisatoi* Parona und 5. *S. Calaritana* Parona, beide aus dem Miocänmergel bei Cagliari, Sardinien (Fargeri, Fangario). Sacco (Bellardi) berichtet (1904, p. 3—4) über 10 Arten aus dem Miocän Italiens). (Vgl. auch v. Bülow, 1821, p. 247—248); *S. subsagittata* zu *Plesioteuthis!)*

1) Daß die Gattung *Trachyteuthis* („*Sepia*" *hastiformis* Rüpp.) aus Solnhofen nichts mit der Familie zu tun hat (trotz auffälliger Ähnlichkeiten!), ist heute klar.

Einige Berichte über Sepia-artige Schulpe aus früherer Zeit könnten weiter Verwirrungen bringen, darum sei der folgende Abschnitt anhangsweise beigefügt:

Anhang: Unechte Sepioiden aus älteren Formationen.

Hierher stelle ich zunächst ein Problematikum, daß sicher kein „*Spirulide*" (d. h. ein Sepioide in unserem Sinne) ist, nämlich „*Auloceras*" (Trautschold 1866). Die Phragmocone, falls wirklich solche vorliegen, entstammen dem russischen Lias und könnten erst nach erneutem Studium genauer beurteilt werden. (Vgl. auch Bülow 1920).

Weniger bestimmt kann ich mich über *Plagioteuthis Moscoviensis* (Römer u. Damas 1890) äußern. Die Form hat eine gewisse Ähnlichkeit mit *Belemnosis* (vgl. Fig. 15). Doch wäre auch hier eine neue Untersuchung nötig. Jedenfalls geht es nicht an, auf dieses unvollkommen erhaltene Fragment hin, das aus dem unt. Malm von Rußland (Oxfordien) stammen soll, ein bedeutenderes Alter der ganzen Unterodnung anzunehmen.

Bei einer dritten Form, die hierher gestellt worden ist, darf umsomehr mit aller Sicherheit behauptet werden, daß sie keinem Sepia-artigen Wesen entstammt. Das ist „*Campylosepia*" (Picard 1899). Davon sind zwei Arten beschrieben: 1. *C. triassica* Picard 1899, p. 308, Taf. 1 u. Fig. 13—14 und 2. *C. elongata* Picard 1910, p. 359, Fig. 2. Ein morphologischer Kenner der Sepioidenschulpe findet keinen Grund, diese beiden hornartigen Petrefakten hierher zu stellen. Dem Geologen mag eine gewisse Analogie zum Sepiarostrum ins Auge gefallen sein. Von Interesse ist das Vorkommnis für uns nur wegen des geologischen Alters dieses angeblichen Sepiiden, das mich seinerzeit höchlich überraschte. Denn da die typischen Vorläufer der Sepien nicht vor dem Eocän (Palaeocän) bekannt sind, würde das Auftreten von abgeleiteten Formen in der Trias unsere ganze Auffassung der Gruppe verschieben.

Dasselbe gilt noch von einem anderen „Sepiaknochen", angeblich sogar devonischen Alters, nämlich „*Palaeoteuthis Dunensis* Römer[1]) (vgl. R. 1856, p. 72, Taf. 13). Ob hier das Einbettungsmaterial wirklich devonische Grauwacke sei, muß bezweifelt werden. Darin wären nur aufgelöste Schalen als Abdrücke zu

1) Später umgetauft in *Archaeoteuthis* (Leth. geogr., Bd. I, p. 520).

erwarten[1]). Nach Zittel handelt es sich (1885, p. 521) überhaupt hier um Placoganoidschuppen. (!)

Auch Sepion (?) *Taurinense* Sacco (1904, p. 4—5, Taf. 1, Fig. 5) hat kaum etwas mit Sepiiden zu tun, jedenfalls ist nichts an dem problematischen Fragment nachgewiesen, was dafür spräche. Sein Cephalopodencharakter wird auch vom Autor nur vermutungsweise angegeben. — Auch *Orcagnia* Oppenheim 1899 gehört nicht hierher!

L. Rückblick auf die fossilen *Sepioidea* und ihren Werdegang.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß die besprochenen Typen der Decapoden zum großen Teil direkt oder anhangsweise in eine morphologische Reihe zu bringen sind, welche zwischen den Belemniten und rezenten Sepien vermittelt. Insbesondere gilt dies von den folgenden Formen:

1. Belemnosella americana, 2. Spirulirostra Bellardii, 3. Sp. sepioidea, 4. Spirulirostrina Lovisatoi, 5. Belosepia sepioidea, 6. Sepia spec. (miocäne Arten und Gruppe der *S. aculeata*), *7. Sepia officinalis.*

Diese Reihe könnte vielleicht nach rückwärts verlängert werden (Fig. 6 d) um *Diploconus belemnitoides* oder eine ähnliche belemnoide Form mit massigem Rostrum und führt zunächst zu einem Sepiatyp, der am besten durch *Sepia rostrata* oder *aculeata* d'Orb. dargestellt wird. Daß zwischen diesem und den Gliedern 5 und 2 unserer Sepia-Reihe ein engerer Zusammenhang bestehe, hatte d'Orbigny schon 1842 erfaßt. (Vgl. Annales, p. 363 bis 365). Dies hätte schon früher zur Konstituiernng meiner Unterordnung der *Sepioidea* führen müssen. Denn auch *Spirula* wurde von d'Orbigny in den Verwandtschaftskreis einbezogen[2]).

Doch wurden diese höchst interessanten Zusammenhänge in der Folge sowohl von der Zoologie, als auch von der Paläontologie vernachlässigt. Zittel z. B. (1885) stellt *Belemnosis, Beloptera, Belopterina, Spirulirostra* ganz einfach zu den Belemniten, denen er sogar *Spirula* in bloßer Unterfamilie anreiht. Die „*Sepiophora*“ (*Teuthoidea* und *Sepiidae*) werden dann scharf abgetrennt. Der berühmte „morphologische Takt“, der die systematischen Zusammenhänge zwischen Formen erkennen soll,

1) Diese Ansicht begründete mir gegenüber Herr Prof. Rollier in Zürich.

2) Vgl. über Blainvilles (1827) Auffassung p. 56 u. 82.

hat sich hier nicht eben glänzend bewährt. Umso nötiger war diese Revision.

Daß in einzelnen Punkten auch eine andere Auffassung als die vorgetragene möglich wäre, darf hier nicht verschwiegen werden. So habe ich vorübergehend selbst, als ich *Belemnosella americana* noch nicht kannte, *Belemnosis Cossmanni* für die Ausgangsform der Sepioiden gehalten (p. 49). Von derselben könnte man über *Spirulirostridium obtusum* (p. 62) zwanglos ebenfalls zu *Spirulirostra Bellardii* gelangen und weiterhin dieselbe Ableitung des Sepiatyps vornehmen. Daß *Belemnosella* als Ausgangsform unbedingt vorzuziehen ist, ergibt sich aus ihrer Annäherung an den Belemnoiden-, d. h. den allgemeinen Decapodentypus. Diesem aber kommt prinzipiell das „morphologische Primat" (Naef 1919, p. 29) zu. *Belemnosis* und *Spirulirostridium* erscheinen dann als „Nebenformen" mit abgestumpftem Rostrum.

Bei unserer Betrachtung gilt *Spirulirostra* als umgebildete *Belemnosella*, *Spirulirostrina* als modifizierte *Spirulirostra*, *Belosepia* als Abwandlungsprodukt eines Spirulirostrina-artigen Typs usw. Ich werde an anderer Stelle ausführlich die Ansicht begründen, daß solche Formenreihen, die vom allgemeinen Typus zum besonderen weiterleiten (vgl. Naef 1919, p. 20 u. 21) stets eine ganz bestimmte ökologische Deutung erlauben. Wir müssen auch diese fortlaufend im Auge behalten und gewinnen bei solcher nicht mehr einseitig morphologischen Betrachtung den Eindruck, daß die etwa aus den systematisch-morphologischen Reihen herauszulesende tatsächliche Entwicklung ökologisch als ein fortgesetzter Anpassungsprozeß bestimmter Art zu betrachten sei:

I. Durch die Umbildung des belemnoiden Typus zur *Belemnosella* (p. 46) ist offenbar verschiedenes erreicht: 1. Die Verstärkung der aktiven Organisationsteile gegenüber den passiven [Muskelmantel, Schale], wie wir sie fast in allen Zweigen des Cephalopodenstammes verfolgen können (vgl. Fig. 39). 2. Die Stabilisierung des Gleichgewichts durch Verlagerung des lufthaltigsten Teiles der Schale auf die Dorsalseite (p. 47), wie sie auch sonst mehrfach erstrebt und erreicht wurde (*Endoceratiden*, *Ascoceratiden*). 3. Mittelbar ist durch die geschaffenen Vorteile die Möglichkeit (freie Energie) zu divergenter Umbildung und fortgesetzter Eroberung neuer Lebensgebiete gegeben, die sich in der Mannigfaltigkeit der sepioiden Formen ausdrückt (vgl. p. 24).

II. Der Spirulirostratyp ist gegenüber dem vorangehenden wieder durch eine Reihe von Vorzügen ausgezeichnet: Die Verbreiterung der Seitenwülste zu Seitenflügeln hat das Resultat (wie auch bei *Beloptera*), für eine freiere Entfaltung der Eingeweide Raum zu schaffen, was durch die stärkere Ventralkrümmung des Phragmocons unterstützt wird. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit zur Steigerung der Körpergröße, welche Freiheit am besten durch *Sp. Hoernesi* ausgenutzt wurde, deren Schulp sich durch besonders breite Wölbung an die Sepiiden annähert. — Die Verbesserung des Muskelmantelansatzes dürfte auch mit einer Zunahme der Leistungsfähigkeit desselben verbunden sein, was wieder durch die Form des Hinterendes unterstützt wird.

III. Bei *Spirulirostrina* macht sich der Muskelmantel weiterhin von der Schale unabhängig: Seine Form und Größe erscheint nicht mehr so sehr wie bei *Spirulirostra* (Fig. 24) durch die letztere bestimmt, nicht einmal am Hinterende. Einer beliebigen Vergrößerung oder Verbreiterung, Abflachung und Abstumpfung des Mantelsackes stehen hier kaum noch wesentliche (bauliche) Hindernisse im Wege und der Umgestaltung zum Sepiidentyp ist damit die Bahn geöffnet. Beginnende Verschiebung der Teile (p. 79) weist sozusagen darauf hin und macht nur noch leichtere, graduelle Änderungen nötig.

IV. Endlich wird bei den Sepiiden das Aktionszentrum des Auftriebs endgültig nach vorn verschoben und damit die vollständig passive Einhaltung der Schwimmlage ermöglicht. Durch die Reduktion der Ventralwand zur Gabel wird die zunächst bei Sepioiden (p. 33) nötig gewordene Störung der (ontogenetisch) primären und typischen Topographie (Fig. 62) entbehrlich und für die Verteilung der Eingeweide wieder volle Freiheit (Fig. 35) zurückgegeben, wozu auch das Ausflachen des Sipho beiträgt. (Der Zusammenhang zwischen den Weichteilen und allen Luftkammern bleibt dabei doch gewahrt.) Die Notwendigkeit zur Beschwerung des Hinterendes durch ein massiges Rostrum erscheint behoben durch die Verlagerung der Luftkammern. *Belosepia* und *Sepia* zeigen hierin verschiedene Abstufungen; und offenbar ist der bei letzterer Gattung erreichte Zustand außerordentlich günstig. Dies beweist die außerordentliche Steigerung der Artenzahl mit mehr oder weniger geringfügigen Varianten. Man hat den Eindruck, daß hier ein Ziel erreicht sei.

Der reale Ablauf der Entwicklung von Belemnoiden zu Sepioiden scheint, den paläontologischen Urkunden nach, ganz am Ende des Mesozoikums stattgefunden zu haben. Die Auswirkung der geschaffenen Möglichkeiten dagegen wesentlich im Palaeocän. Die Entstehung der *Sepiinae* muß ins Oligocän verlegt werden. Leider ist eine genaue zeitliche Verfolgung des geologischen Auftretens der einzelnen Übergangsstufen nicht möglich, teils wegen der ungenügenden Datierung der einzelnen Funde, teils wegen ihrer Spärlichkeit, die sicher keine negativen Feststellungen über das Vorkommen in älteren und jüngeren Schichten erlaubt. Vgl. auch den Schlußteil!

Über das Verhältnis der rezenten *Sepioidea* zu den fossilen.

Daß mit den Sepiiden und Spiruliden noch einige andere rezente Familien näher verwandt seien, hat man bisher auf Grund der Zusammenfassung Myopsida (p. 40) allgemein angenommen. Nachdem dieselbe durch Ausschaltung der Loliginiden samt Anhang gesprengt ist, muß man sich fragen, wie es sich mit den übrigen verhalte. Sind die schalenlosen Familien der *Idiosepiidae* und *Sepiolidae* wirklich näher mit Spiruliden und Sepiiden verwandt? Die vergleichend-anatomische Untersuchung gibt für die Bejahung dieser Frage reichlich Gründe, über die man später die einschlägigen Kapitel der Cephalopoden (Bd. I—III) vergleichen möge. An dieser Stelle sollen nur einige Anhaltspunkte gegeben werden:

Auch die Entwicklungsgeschichte der *Sepiolidae* zeigt dieselben als besonders nahe Verwandte der *Sepiidae* (vgl. Cephalopoden, Bd. II, Taf. 23 mit 15 u. 16). Insbesondere ist aber interessant, daß die Embryonen dieser Familie einen sehr stark entwickelten Schalensack zeigen, der auf die einstige Schalenform schließen läßt (Fig. 38 a), später aber fast völlig zurückgebildet wird (Fig 38 b). Die dem freien Schalenrand entsprechende Stelle rückt aber schon vorher gegen das Innere des Mantelsackes hinein (p. 46), der Muskelmantel fängt an, sich von diesem Punkt aus in der für Sepioiden typischen Weise (Fig. 10, 11) zu verschieben. Am primären Schalensack unterscheidet man leicht den für das freie Proostracum bestimmten vorderen Teil (*Vs*) vom hinteren (*Hs*), in dem man die Ausbildung eines Phragmocons erwarten sollte. Ein solcher wird nicht angelegt. Interessant wäre es, die den Sepioliden nahestehende Familie der Idiosepiiden daraufhin vergleichend

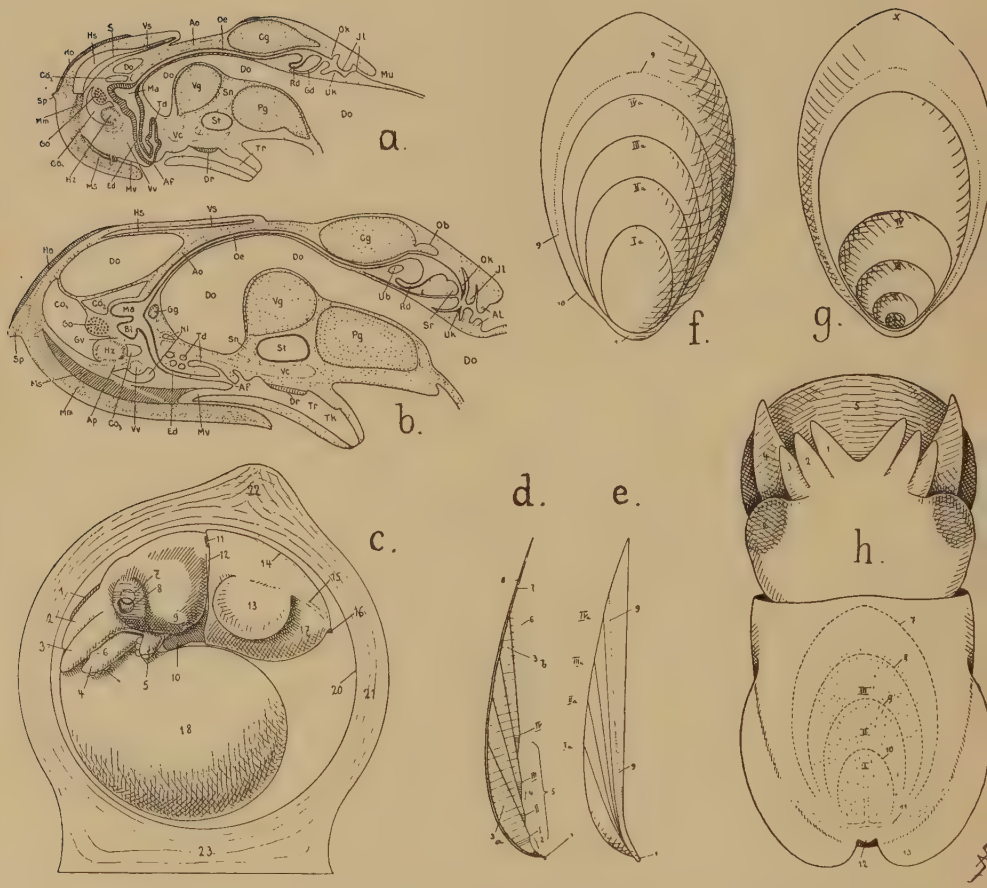


Fig. 38. Embryonale Zustände rezenter *Sepioidea*. *a* Medianschnitt durch einen Embryo von *Sepietta Oweniana* Naef. Man beachte insbesondere das Schalenhäutchen (*S*) im Innern des Schalensackes. Derselbe zerfällt sehr deutlich in zwei Teile: Der vordere (*Vs*) entspricht dem Proostracum und verhält sich wie bei Teuthoiden (Fig. 60). Der hintere (*Hs*) sollte den Phragmocon enthalten, der aber in Wirklichkeit nicht zur Ausbildung kommt. Eine sehr deutliche Spitze nach hinten entspricht dem Rostrum. Man ist versucht, hier eine jugendliche Spirulirostraschale hinein zu denken.
b zeigt ein vorgerückteres Stadium derselben Art, wo der hintere Teil des Schalensackes bereits verkümmert ist. Der Muskelmantel erreicht den Schalensack nur noch durch bindegewebige Bänder. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.
Do Dotter, *Mu* Mund, *Il* Innenlippe, *Ok*, *Uk* Ober- und Unterkiefer, *Rd* Radulatasche, *Cg* Cerebralganglion, *Pg* Pedalganglion, *Sn* Blutsinus, *Vg* Visceralganglion, *St* Statocyste, *Vc* Vena cava, *Td* Tintenbeutel, *Ma* Magen, *Oe* Ösophagus, *Ao* Aorta anterior, *Ho* Hoylesches Organ, *Cö*$_{1, 2, 3}$ Cölomteile, *Sp* Hinterleibsspitze, *Mm* Muskelmantel, *Go* Gonade, *Hz* Herz, *Ms* Mantelseptum, *Ed* Enddarm, *Mv* Mantelhöhle, *Vv* Venenquerverbindung, *Af* After, *Dr* Trichterdrüse, *Tr* Trichterrohr. — *Ap* Aorta posterior, *Tk* Trichterklappe, *Al* Außenlippe, *Sr* Subradularorgan, *Ob* Oberes Buccalganglion, *Ub* Unteres Buccalganglion, *Gg* Ganglion gastricum, *Ni* Nierensack, *Gv* Genitalvene.
c Ein mittlerer Embryo in seinen Eihüllen. $^{20}/_{1}$ nat. Gr. (vgl. Ceph. Bd. I, Kap. 42). *1—5* Arme.

zu untersuchen. Ich vermute, daß dieser *Spirula* noch ähnlichere Typus embryonal noch deutliche Anklänge an die primäre Schalenbildung (Phragmocon?) der Sepioiden zeige. Freilich geht postembryonal hier auch der vordere Teil des Schalensackes ganz verloren, was auch unter Sepioliden vorkommt (*Rondeletiola* Naef). An anatomischen (postembryonalen) Merkmalen der Sepioliden und Idiosepiiden ist hier hervorzuheben, daß die Gonade nur am Magen befestigt ist: Weil das Genitalligament, welches typischerweise (Fig. 62) die Keimdrüsen der Decapoden in der Gegend des Sipho befestigt, beim sepioiden Eindringen derselben in den Weichkörper (Fig. 9 u. 11) notwendig abgeschnitten wird, kann auch das Verhalten der genannten Gruppen aus dem einstigen Besitz einer sepioiden Schale erklärt werden. Die Folge ist hier geblieben, obwohl die Ursache verschwunden ist und wir sehen somit in dem Verhalten dieser Weichteile einen Hinweis auf die Schalenform der Vorfahren (vgl. p. 47).

Besondere Aufklärung müßte man auch von der Embryonalentwicklung der Sepiaschulpe erwarten. Dieselbe ist schon von d'Orbygny (1845, Taf. 13, Fig. 13, 14, 1846, Pal. univ., Taf. 4) zurate gezogen worden. Doch sind seine Figuren viel zu ungenau, als daß ihre Deutung sich gelohnt hätte. Kaum bestätigen sie seine richtige Ansicht vom morphologischen Wert des Wulstteils, während er den der Siphonalgrube nicht erkannt hat (loc. cit., p. 263). Bei genauerem Studium sorgfältig herauspräparierter Embryonalschälchen (Fig. 38 f, g) von *Sepia officinalis* findet man aber in der Tat interessante Anklänge an die Vorgeschichte des Typus, wie wir sie rekonstruiert haben: Das Vorderende der Rückenplatte (Fig. 38 *x*) deutet noch durch eine Zuspitzung *(x)* den Rest eines Proostracums an. Eine hier breite

4 Tentakelarm, *7* Pupille, *8* Primärlid, *9* Riechorgan, *13* Flosse, *16* Endspitze, *18* Dottersack, *20* Chorion, *21* Gallerthülle, *22* Spitze, *23* Fußteil derselben.

d Medianschnitt der Embryonalschale von *Sepia officinalis* L. *1* Ventralfortsatz, *2* Anfangsteil des Sipho, *3a* erste Kammer mit Pfeilern, *3b* vierte Kammer mit Pfeilern, *4* Siphonaldutenteil des dritten Septums, *5* Siphonalgrube des vierten Septums, *6* Pfeiler für das fünfte Septum, *7* Conothek im Proostracumteil, *8* Periostracum (Rückenschild).

e Seitenansicht dazu. *9* Grenze des verkalten Teiles, *I—IVa* Suturen.

f Dorsalansicht dazu. *10* Ecke zwischen Seitenkante und Ventralfortsatz.

g Ventralansicht dazu. *I—IV* Siphonalteile der vier Septen.

x Spitze vorn, ein Proostracum wenigstens noch andeutend.

h Embryo von *Sepia officinalis* in Dorsalansicht mit durchscheinender Schale. Drei Kammern (*I*, *II*, *III*). Die Punkte entsprechen den Pfeilern.

1, *2*, *3*, *4* die Arme (Tentakelarme eingezogen), *5* Dottersack, *6* Auge, *7* Schalenwand, *8—10* Suturen, *11* Hoylesches Organ, *12* Endspitze, *13* Flosse. *d—h* $^{8}/_{1}$ nat. Gr.

(dunkle) Randzone ist unverkalkt. Der Ventralfortsatz tritt als besonderes Gebilde *(1)* im Bilde heraus, ebenso die Seitenkanten *(10)*. Die Profilansicht zeigt eine noch verhältnismäßig kräftige Wölbung, auf dem Rücken scheinen die Suturen der ersten Septen deutlich durch. Im Medianschnitt, also auch in der Ventralansicht, unterscheidet man sehr schön die Siphonalgruben (Duten) der einzelnen Septen, von denen die ersten noch völlig rund und also nicht scharf nach Wulst- und Gabelteil differenziert sind. Im Bereich der Duten sind die Pfeiler zarter und dichter als sonst, wodurch diese im Bilde noch deutlicher hervortreten (s. auch Cephalopoden, Bd. II, Taf. 20, Fig. 4). Entkalkte Schnitte (die freilich nicht sorgfältig genug hergestellt waren) lassen zwar auf diesen Stadien Periostracum und Ostracum nicht wohl unterscheiden. Daher weiß ich z. B. nicht, wo die vordere Grenze des letzteren anzusetzen ist, ob sie etwa mit der Grenze der Verkalkung *(9)* zusammenfällt oder nicht.

Eine Darstellung aller Einzelheiten will ich im Zusammenhang der vergleichenden Entwicklungsgeschichte geben (vgl. später Cephalopoden, Bd. II u. III). Hier kann es sich nur um die Anknüpfung der rezenten an fossile Typen (und umgekehrt!) handeln und um die Erläuterung der letzteren durch die lebenden Jugendstadien auf Grund des Gesetzes der terminalen Abänderung (Naef 1917) (vgl. auch oben p. 85—86).

III. Teil:

Die *Teuthoidea* oder Kalmar-artigen Tintenfische[1]).

Naef 1916, p. 14.

Inhalt: A. Vorbemerkung und Diagnose (p. 102). B. Über den typischen Bau und die Entwicklung der Teuthoiden (p. 104). C. Die Prototeuthoidea (p. 108). D. Die Fam. der Plesioteuthidae (p. 111). E. Die Fam. der Leptoteuthidae (p. 119). F. Die Fam. der Geoteuthidae (p. 122). G. Die Fam. der Belopeltidae (p. 125). H. Die Fam. der Lioteuthidae (p. 132). I. Zweifelhafte Formen der Prototeuthoiden. K. Die Mesoteuthoidea (p. 135). L. Die Fam. der Trachyteuthidae (p. 136). M. Die Fam. der Beloteuthidae (p. 141). N. Die Fam. der Palaeololiginidae (p. 147). O. Die Fam. der Kelaenidae (p. 150). P. Die rezenten Metateuthoidea und ihre Beziehung zu den fossilen Gruppen (p. 154). Q. Rückblick auf den Werdegang der Teuthoidea (p. 161).

A. Vorbemerkung.

Ebensowenig wie die Sepia-artigen Dibranchiaten haben die fossilen Kalmar-artigen in neuerer Zeit die ordnende Hand des Systematikers erfahren. Der Mangel einer Kammerung ließ sie dem Paläontologen fremdartig erscheinen, während der Zoologe, durch viel irrige Angaben verwirrt und zu eigener Anschauung meist nicht in der Lage, auf eine synthetische Mitverwertung der ausgestorbenen Formen bei der Bearbeitung rezenter zu seinem Schaden verzichtete. Wir möchten auch hier zeigen, wie fruchtbar

1) *Τευθίς* = Kalmar (Aristoteles). Kalmar von Calamarium (it. Calamaio) Schreibzeug. Feder (Calamus, Gladius) und Tintenbeutel stecken in einer Hülle, dem Mantelsack.

Das Wesen dieser Gruppe war in Umrissen schon d'Orbigny 1839 erkennbar, der sie als *Loligidae* zusammenfaßte, um sie später (1845) unnatürlich zu zerreißen. Keferstein 1866 faßte wieder die „*Decapoda Chondrophora*" (p. 1441) zusammen und beschränkte die Einteilung in *Myopsidae* und *Oigopsidae* auf sie, vermischte sie aber doch wieder mit echten Sepioiden (*Sepiolidae*).

die Verknüpfung zoologischer und paläontologischer Forschung zu einer wissenschaftlichen Paläozoologie sein kann.

Schulpe von fossilen Teuthoiden waren schon im 18. Jahrhundert bekannt (Knorr), sind aber vielleicht zuerst von Münster richtig gedeutet worden (1828), der sie mit Kalmargladien verglich. Für die Zugehörigkeit zu den Dibranchiaten legte der Tintenbeutel Zeugnis ab (vgl. Buckland 1829). Rüppell (1829) und Zieten (1830) erkannten die Loligo-Natur. Letzterer gab den Fossilien die sehr gute Figur eines rezenten Loligogladius (Taf. 25, Fig. 8 u. 9) und eine Darstellung der Topographie von Mantel, Kiemen, Tintenbeutel und Halsregion zur weiteren Erläuterung mit. Doch bestand früh die Verwechslung mit der hakentragenden *Acanthoteuthis conocauda* (s. unten p. 178—179). So berichtet Münster 1830, p. 443: „*Sepia fossilis.* Nicht nur im Lias Englands zu Lyme-Regis, sondern auch in mehreren Liasschiefern von Süddeutschland sind seit 8 Jahren fossile Tintensäcke von Sepienarten der Vorwelt gefunden worden. Ich selbst sah sie bei Boll in Württemberg, desgleichen zu Banz und zu Kulmbach in Bayern, aber stets zwischen den Überbleibseln eines Loligo-Knochens, zu dem Geschlechte *Onychoteuthis* Lichtenst. gehörig; daher er in meiner Sammlung unter dem Namen *Onychoteuthis prisca* vorkommt, wie ich" (p. 444) „schon in dem Nachtrag über die Versteinerungen von Solnhofen (Kefersteins Deutschland von 1828, V/III, 581) bemerkt habe."

Voltz (1835, 1836, 1840) deutete wenigstens die Mesoteuthoiden richtig als Loligoverwandte. Quenstedt (1849) sieht alle fossilen Teuthoiden mit Ausnahme von *Trachyteuthis* („Sepia") *hastiformis* Rüpp. als Kalmar-artige Tintenfische *(„Loliginites")* an; ebenso hatte schon Buckland (1836) diese Petrefakte aufgefaßt, als er im Lias von Lyme-Regis hornartige dünne Schulpe (Belopeltis) mit „Dintensäcken eines fossilen Loligo" fand. Dieselben waren fast 1 Fuß lang und wurden einem Tier zugeschrieben, das Buckland *„Belemnosepia* oder auch *Sepioteuthis* nennt (vgl. p. 177).

Diagnose: Teuthoiden sind Decapoden (p. 25), bei denen der Phragmoconus rudimentär geworden und oft nur noch in den Jugendstadien als ungekammerter, löffel- bis kegelförmiger Rest („Conus") am Hinterende des „Gladius", d. h. des bei fossilen Formen noch zum Teil verkalkten, jedenfalls wohlerhaltenen Prostracums nachzuweisen ist, — bei denen der Trichterausschnitt des ventralen Mantelrandes seitlich von deutlichen, meist scharf vorspringenden Ecken begrenzt ist, — bei denen die Kiemen-

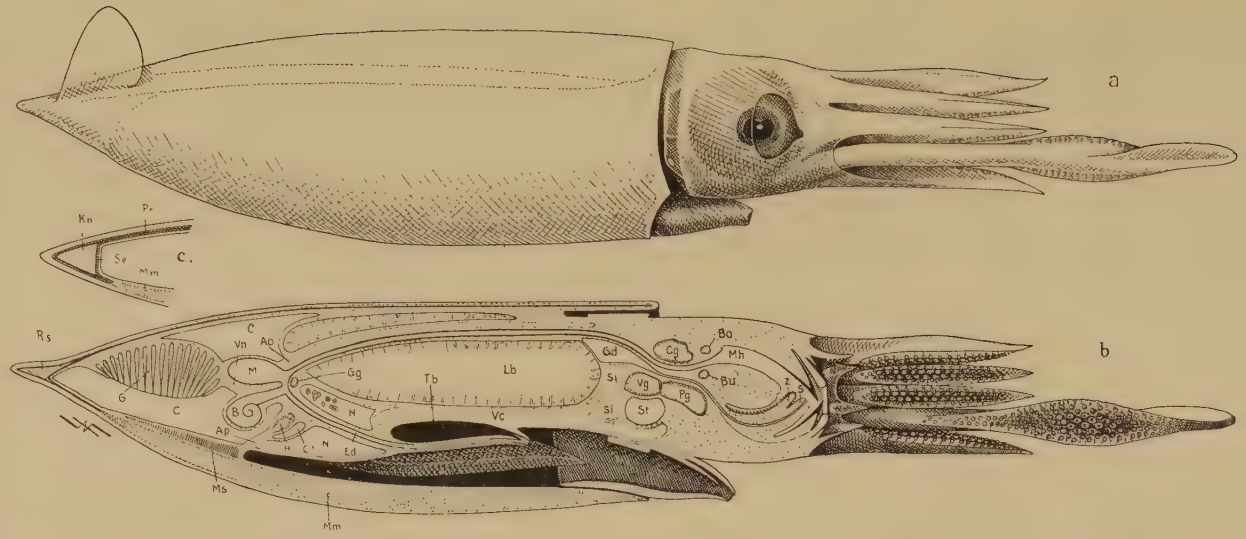


Fig. 39. Ideale Urform der Teuthoiden (*Prototeuthis*) in Seitenansicht (*a*) und Halbschnitt (*b*). Die Figuren stellen die durch vergleichendes Studium der gesamten Teuthoiden als typisch erkannten Eigenschaften zu einem anschaulichen Ganzen zusammen. Man beachte als spezifische Züge: Die Bildung der Halsfalten, des Mantelrandes, die Verkümmerung des Phragmocons und die dadurch bedingte subterminale Stellung der Flossen, ferner die Verschiebung des Muskelmantels und Eingeweidekomplexes nach rückwärts zum Conus, das Verstreichen des typischen Lumens der männlichen Gonade und vergleiche Fig. 62. *Rs* Rostrum, *G* Testis, *C* Cölom, *Vn* Vena genit., *M* Magen, *Ao* Aorta anterior, *B* Blinddarm, *Ap* Aorta post., *Ms* Mantelseptum, *Mm* Muskelmantel, *H* Herz, *N* Niere, *Ed* Enddarm, *Gg* Ganglion gastricum, *Tb* Tintelbeutel, *Vc* Vena cava, *Lb* Leber, *Gd* Giftdrüse, *Si* Venensinus, *St* Statocyste, *Vg* Visceralganglion, *Pg* Pedalganglion, *Cg* Cerebralganglion, *Bo* oberes, *Bu* unteres Buccalganglion, *Mh* Mundhöhle, *Z* Zunge mit Radula, *S* Subradularorgan.

c Schematischer Medianschnitt durch das Hinterende eines ganz jungen *Gonatus Fabricii* nach den Figuren Hoyles (1899, Taf. 14, Fig. 2 u. 3) restauriert. — *Pr* Proostracum, *Kn* knorpelige Ausfüllung des Conus, *Se* Septum darin, *Mm* Muskelmantel am Schalenrand inserierend. — Man beachte die Einhüllung der zarten Schale durch den epithelialen Schalensack!

achse zwischen zu- und abführendem Gefäß einen weiten Längskanal aufweist, der zwischen den Kiemenblättchen hindurch mit der Mantelhöhle in Verbindung steht, — bei denen die Radulazähne der Mittelreihe stets drei-, die der angrenzenden Seitenreihen zweispitzig sind, indem lateral von der Hauptspitze eine Nebenspitze liegt[1]), — die stets eine nektonische Lebensweise führen („Dauerschwimmer").

B. Über die typische Organisation und die Entwicklung der Teuthoidea.

Wie wir schon p. 32 festgestellt haben, ist die Eigenart der Kalmar-artigen Tintenfische wieder durch eine spezifische Umbildung des „Schulps", d. h. der inneren Schale gekennzeichnet, die sich in diesem Falle als Verkümmerung wesentlichster Teile darbietet. Überraschender Weise handelt es sich gerade um die eigentümlichsten (p. 17) und ältesten Formelemente der Cephalopodenschale, welche hier verloren gingen, nämlich den gekammerten Phragmoconus. Problematische Reste desselben sind zwar beobachtet (vgl. Cephalopoden, Bd. I, p. 135, sowie Fig. 39 c und 61), doch ist ihre Deutung nicht abgeklärt und eine planmäßige Untersuchung solcher Gebilde hat bisher überhaupt nicht stattgefunden. (Mein eigenes Material harrt noch immer in Gestalt von Paraffinblöcken weiterer Bearbeitung; man vergleiche zunächst die Fig. 59 c_1).

Wenn wir vom Verlust des Phragmocons sprechen, so verstehen wir das im strengen Sinne der früheren Bestimmung (p. 15). Denn wir finden bei den ältesten Typen stets, bei den späteren vielfach, am Ende des Schulps ein tütenförmiges bis löffelförmiges Gebilde, das den älteren Embryonen der rezenten Vertreter (Fig. 61) niemals fehlt. Dasselbe entspricht der Conothek eines Belemnoiden und wird kurz als „Conus" bezeichnet. Die Phragmocon-artigen Gebilde sind ganz im Grunde seiner Höhlung zu suchen. Genau genommen ist der offene Conusraum der Wohnkammer eines Tetrabranchiaten zu vergleichen; sein Vorwiegen findet vielleicht bei der Gattung *Calliconites* (s. d.) einen Vorläufer.

Auf der Außenseite dieses Conus kann man vielfach Auflagerungen nachweisen (auch bei rezenten Arten!), welche einer

1) Eine Ausnahme machen einige rezente Onycho- und Enoploteuthiden, bei denen alle Radulazähne, wie bei *Sepioidea* einspitzig sind.

Scheide mit Rostrum entsprechen. Ja solche Gebilde sind allgemein vorauszusetzen, denn der embryonal angelegte Kegel wäre viel zu zart, um sonst später seinen Platz behaupten zu können. Fossil deutlich erhalten findet man diese immerhin geringfügigen Teile bei der Gattung *Plesioteuthis* (Fig. 42).

Was vom Schulp wohl ausgebildet ist und keinem Teuthoiden fehlt, entspricht der Rückenplatte oder dem Proostracum. Dasselbe zeigt bei den jüngeren Formen eine unverkennbare Annäherung an die rezenten Kalmare, bei den älteren dagegen eine ebenso ausgesprochene Ähnlichkeit mit den typischen Teilen der Belemnoiden und zwar (Fig. 41) derart, daß Voltz und Agassiz u. A. sie beharrlich damit verwechselt haben (*„Belopeltis", „Belemnoscpia"*). Auf diese älteren Gebilde müssen auch systematisch-morphologisch die Gladien (p. 32) prinzipiell zurückgeführt werden; darin besteht ihre Deutung. Insbesondere sind „Mittelplatte", „Seitenplatten", mediale und laterale „Asymptoten" oder besser „Grenzlinien", „Seitenbogenzone" und „Ventralwand" zu unterscheiden und zu homologisieren mit den entsprechenden Teilen der *Belemnoidea* (Fig. 73).

Der freie Rand der Seitenplatte und die Zuwachslinien derselben wenden nämlich auch bei den typischsten Teuthoiden, an der meist deutlichen lateralen Asymptote angekommen, um und gehen in eine Zone über, die wir bei den Teuthoiden als „Conusfahne" bezeichnen. Sie entspricht den Seitenteilen der Conothek eines Belemnoiden (vgl. auch Fig. 72) und geht ohne scharfe Grenzlinie in die „Ventralwand" des „Conus" über, welche der unteren Begrenzung der Wohnkammer eines *Aulacoceras* homolog ist. Diese Verhältnisse werden durch Fig. 40 erläutert. (Man vgl. Fig. 64.)

Die fossilen Teuthoidenschulpe sind vielfach von ziemlicher Dicke (0,5—2 mm) und zum Teil kräftig verkalkt. Doch ist der Grad der primären Inkrustation schwer festzustellen, die Grundmasse ist natürlich Conchin. Im Allgemeinen ist leicht eine Schichtung zu erkennen, die bei Spaltung der Schieferplatten, zwischen denen sich die besterhaltenen Schulpe finden, auseinander geht, so daß die tragende Schieferplatte und ihre „Gegenplatte" zu untersuchen sind. Nach Agassiz 1838 hat Quenstedt das Vorkommen dreier Schichten nachgewiesen, welche den „Sepienschulpen" des Lias, nämlich *„Loligo Bollensis* und *Aalensis"* Zietens (1830, Taf. 25) zukommen sollen, die er (1839, p. 163) *„Loligosepia"* nennt. (Die

Originale liegen in Tübingen und wurden von mir auch daraufhin nachgesehen). Er unterscheidet: 1. eine weiße, dicke kalkige Perlmutterschicht; 2. eine braune, noch hornige Rückenschicht und

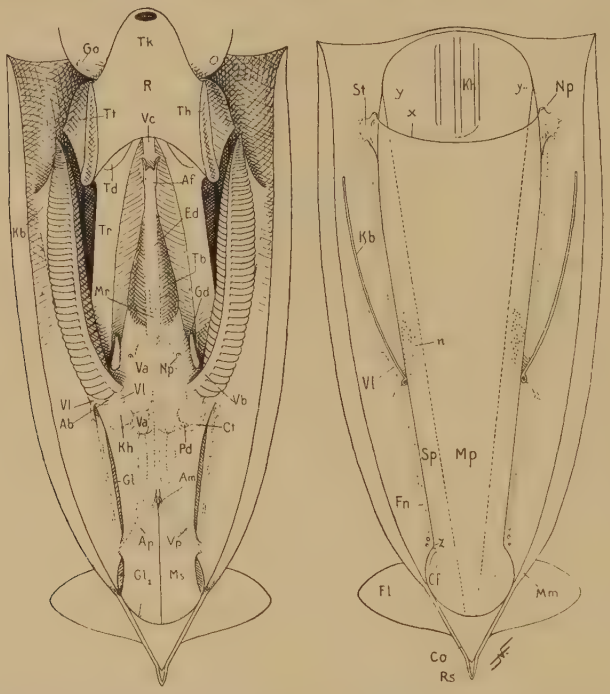


Fig. 40. Allgemeine Morphologie und Topographie der Teuthoidenschulpe. *a* Mantelhöhlensitus von *Prototeuthis*, nach Entfernung des ventralen Teiles des Muskelmantels und leichter Dehnung, in normaler Lage. Der Trichterapparat zeigt noch den typischen Charakter, ebenso Trichterretraktoren (*Tr*), Kiemen (soweit sichtbar), After (*Af*), Enddarm (*Ed*), Tintenbeutel (*Tb*), Nieren- (*Np*) und Geschlechtsfortsätze (*Gd*), die durchscheinenden Venenanhänge (*Va*), und Kiemenherzen (*Kh*), der Musc. rectus abdominis (*Mr*), die Venae pall. lat. (*Vl*), der Rand des hinteren Abschnittes des Proostracums (Gl_1), die Flossennerven (*Fn*). Man vgl. Fig. 64 b und beachte die Folgen der Rückbildung des Phragmoconus: Das Vorrücken des Muskelmantels und der Eingeweide gegen das Hinterende, unter Verlängerung der Arteriae (*Ap*) und Venae (*Vp*) palliales posteriores, der Flossennerven (*Fn*), sowie des ganzen hinteren Abdominalkomplexes; ferner die charakteristische Form und Stellung der Flossen und die auf die Trichterretraktoren zurückgreifenden Teile des Trichterorgans (Trichterdrüse, *Td*).
Go Riechorgan, *R* Trichterrohr, *Tt* Trichtertasche, *Th* Trichterhafte, *Vc* Vena cava, *Kb* Kiemenband, *Vb* Kiemenvene, *Ab* Kiemenarterie, *Pd* Pericardialdrüse, *Ct* Cölomtasche für das Kiemenherz, *Am* Art. pall. med., *Ms* Mantelseptum, Gl_2 Conusrand, *Rs* Rostrum. Das Tier ist als Männchen gedacht.
b Schalensitus von *Prototeuthis*, nach Entfernung der Eingeweide. Man vergleiche die Figur mit Fig. 64 a und mache sich die allgemeine Übereinstimmung, aber auch den Gegensatz klar, der sich aus der Rückbildung des Phragmocons ergibt. *Gl* Nackenhafte (Gleitschlitten), *Np* Nervus pallialis, *St* Stellarganglion, *x* hintere Grenze der dorsalen Mantelhöhle, *Kb* Ansatz des Kiemenbandes, *Vl* Vena pall. lat., *Mp* Mittelplatte, *Sp* Seitenplatte des Gladius, *Fn* Flossennerv, *Vp* Vena pallial. post., Eintrittsstelle in den Mantel, *Ap* Art. pall. post, *Fl* Flosse, *Mm* Muskelmantel. *Co* Conus, *Rs* Rostrum.

3. einen davon nicht sehr scharf geschiedenen Überzug. Morphologisch (im Sinne der p. 13) gedeutet sind die drei Schichten als Hypostracum, Ostracum und Periostracum zu bezeichnen. Wie ich vielfach bestätigt gefunden habe, kommen demnach an den älteren kräftigen Gladien alle drei Hauptschichten einer Cephalopodenschale vor. (Von der allgemeinen Gliederung der Schulpgestalt hatte Qu. eine weniger klare Vorstellung[1]). Immerhin identifiziert er die „Parabelfelder" mit der „Bogenregion" der Belemniten; die Conusfahne nennt er „Flügelfelder"[2]). — Seine Lehre von der Schichtung diente, völlig falsch aufgefaßt, vielfach der Ansicht, es liege hier ein Übergang zur Wulstbildung der Sepien vor.

Die typische Organisation des Weichkörpers der Teuthoiden veranschaulicht Fig. 39. Wie schöne Petrefakte (Fig. 42 u. 43 z. B.) beweisen, ist auch der Habitus der fossilen Formen durchaus Kalmar-artig zu denken. Gegenüber den Belemnoiden bedingt die Rückbildung des Phragmocons (wie bei den Sepioiden) eine Zunahme des Muskelmantels. Das Resultat dieser Metamorphose ist ebenfalls als eine Verschiebung des morphologisch-ökologischen Gleichgewichts aufzufassen: Zugleich mit dem lufthaltigen Phragmocon ist die kompensatorische Beschwerung durch das Rostrum (vgl. unten *Belemnoidea*) hier aufgegeben, und die Sicherung des Tieres den aktiven Kräften anstelle passiver und schwerfälliger Apparate anvertraut. Daß der neue Typus der älteren Urform völlig den Rang abgelaufen hat, beweist seine Überlegenheit: Heute haben diese Formen in mehreren hundert Arten alle Meere und alle Zonen derselben erobert. Die meisten sind von mäßiger Größe (Schulpe 15—50 cm), doch gibt es Riesen, die mit Armen 17 m lang werden und über 3 m lange Gladien besitzen *(Architeuthis)*. Die fossile *Leptoteuthis gigas* wurde reichlich 1 m lang, ebenso *Trachyteuthis hastiformis!* (s. dort).

Ein typisches Kennzeichen der ältesten Teuthoidenformen ist die Beschränkung der sehr kurzen Flossen auf das Hinterende, wo dieselben der Conusfahne (Fig. 42) in typischer Weise aufsitzen. Ganz ebenso verhalten sich noch heute die Jugendformen der meisten Arten im Anfang der postembryonalen Entwicklung. Solche Jugendstadien (Fig. 61) sind auch für die Beurteilung der

---

1) Bald nahm er einen Conus an, bald nicht, vgl. p. 169 und 108.

2) Bei Münster: „Flossen".

Schalenmorphologie wesentlich. Sie zeigen erst den Conus in einer unverhältnismäßig stärkeren Ausbildung als die erwachsenen Tiere und lassen dessen typische Korrelation zum Muskelmantel (p. 22), der rings an seinem Rande sitzt (Fig. 61 a) klar erkennen. Er ist von gerundeter Form und man könnte sich sehr wohl den Übergang in die Anfangskammer eines Belemnoiden vorstellen, der hier sozusagen bloß gehemmt erscheint. (Zur Ergänzung dieser Darstellung vergleiche man außer der Fig. 39 Cephalopoden, Bd. I, p. 135—162).

C. Die *Prototeuthoidea* Naef 1921.

(System p. 534.)

Diagnose: Prototeuthoiden sind fossile Teuthoiden (Lias bis Kreide), bei denen die meist durch scharfe Asymptoten abgesetzte Mittelplatte des mehr oder weniger kräftig verkalkten Gladius vorn sehr stumpf abschließt (so daß man für sie hier mindestens die halbe Mantelbreite annehmen muß) und eines unten rinnenförmigen, breiten Mediankiels entbehrt. An ihrer Stelle können ganz feine Leisten, Rinnen oder gröbere Rippen vorkommen und die Form der Längs- und Zuwachslinien läßt stets auf einen kräftigen, meist abgebrochenen tütenförmigen, Conus schließen.

Diese Formen schließen sich eng an den p. 103 dargestellten Typus an. Ihre im Allgemeinen richtige Deutung fanden sie zuerst bei Quenstedt 1839, 1849, der ihre Teile (1849, p. 503) mit denen von Belemniten homologisierte, indem er z. T. einen tütenförmigen Conus annahm und „Bogenregion", „Parabolarfeld" oder „Mittelfeld" (unsere Mittelplatte), „Felder der Hyperbelstreifen" (unsere Seitenplatten) und „Flügel" (unsere Conusfahne) unterscheiden lehrte.

Das Bezeichnende an diesen Schulpen ist jedenfalls eine noch sehr ausgesprochene Übereinstimmung mit den Proostraca von Belemniten, welche Voltz (1835, 1836, 1840) verführte, sie damit zu identifizieren. Um seine sonst richtige Anschauung vom Bau der Belemnitenschale zu bestätigen, brauchte er die fossilen Reste des Proostracums und da ihm solche nicht selber vorlagen, sah er sie in den Schulpen der Prototeuthoiden, die damals unter dem Namen

„*Onychoteuthis prisca*“ Münst.[1]) bekannt waren. Das hatte allerdings die gute Seite, daß die Homologien zwischen Teuthoiden- und Belemnoidenschulpen früh erkannt wurden. Andererseits verdunkelte Voltz auch wieder den Tatbestand der Belemnitenschalen: Um seine Auffassung durchzusetzen, reduzierte er gewaltsam die beobachteten Zuwachslinien[2]) von *Belopeltis Aalensis* (Fig. 47) auf den Typus der Belemniten (1840, Taf. 4). [So entstand auch (1842) der *Belemnites Aalensis* d'Orbignys (Pal. fr. jur., Taf. 3—4]. Offenbar haben sich in diesen Anschauungen Voltz und Agassiz gegenseitig bestärkt. Letzterer brachte schon 1835 die (irrtümliche) Notiz über einen Belemniten mit deutlichen Resten des Proostracums (vgl. p. 168). [Es handelt sich um einen zerbrochenen Phragmocon mit Tintenbentel im Innern und dem Rostrum eines paxillosen Belemniten]. Später (1838, Übers. von Buckland, Erklärung d. Taf. 28) äußert er sich folgendermaßen:

„Die Verschiedenheit dieser Federn, welche aus drei verschiedenen Lamellen bestehen, von denen der lebenden Loligo-Arten, welche einfach[3]) sind, und ihre Übereinstimmung mit der Fortsetzung des Schaftes der Tab. 44', Fig. 7 abgebildeten Belemnits, haben mich überzeugt, daß der sogenannte *Loligo Aalensis* die Fortsetzung des Belemnits ist, wie dies an jenem Exemplare augenscheinlich ist. Dieser Umstand veranlaßte mich, den Namen Belemnites, der bisher bloß auf den bekannten Kegel dieses Tieres angewendet wurde, in *Belemnosepia* umzuändern, wodurch die innige Verwandtschaft dieses Tieres mit den Sepien angedeutet werden sollte . . .“

Über die Lösung dieser Verwirrung vergleiche man den Abschnitt über die *Belemnoidea*. Buckland (1836) und Quenstedt (1839) unterschieden, trotz Agassiz, sehr wohl die Gladien der Prototeuthoiden von den angenommenen Belemniten-Proostraca.

---

1) *Onychoteuthis prisca* Münster 1828. Dahin stellte dieser Schulpe aus dem oberen Lias „in den Schieferlagen bei Aalen, Boll, Steiningen, Ohmden und anderen Orten“, die er zuerst augenscheinlich mit den ihm aus Solnhofen bekannten Prototeuthoiden identifizierte.

2) Die Unstimmigkeit fiel ihm natürlich selber auf und er suchte sie irgendwie aufzuheben. So äußert er (1836, p. 325) eine seltsam unklare Vorstellung über die Wirkung einer dorsalen und ventralen Membran, die Mittelplatte und Seitenplatte erzeugt hätte. Ebenso über die Abweichung in den Zuwachslinien der Scheide (in der Alveole) und auf der äußeren Oberfläche. Proostracum an der Scheide sitzend gedacht

3) Natürlich sind auch an diesen die drei typischen Schichten zu unterscheiden!

Zuerst auch d'Orbigny (1842, 1845). Für uns ist wesentlich die weitgehende Übereinstimmung zwischen Proostracum und Proto-

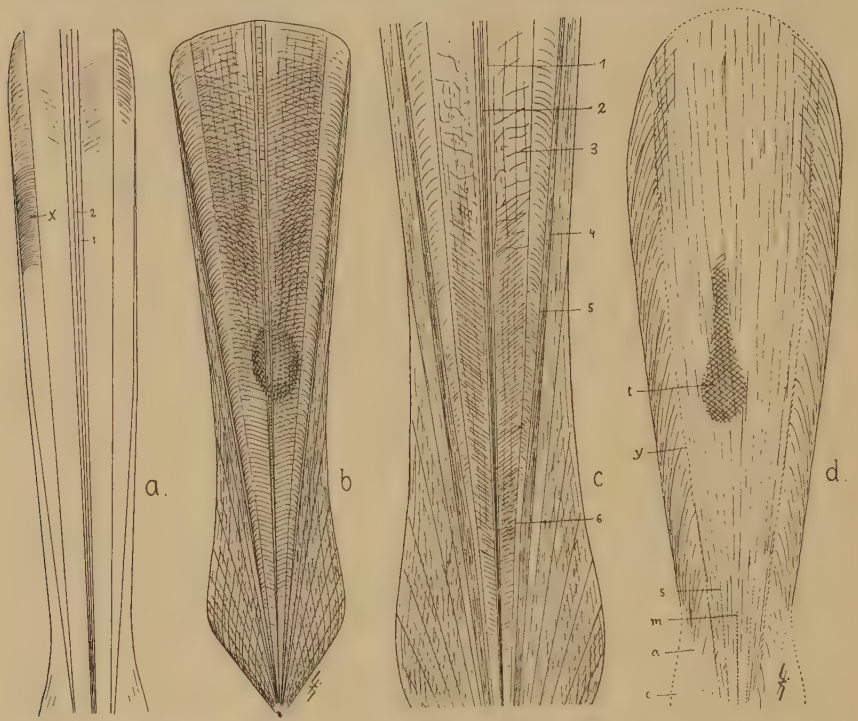


Fig. 41. Prototeuthoiden-Schulpe aus dem Lias ε von Schwaben. $^1/_2$ nat. Gr. *a Paraplesioteuthis hastata*, nach einem Stück in der Bayr. Staatssammlung in München (dem Original zu Münster, Beitr. 6, Taf. 14, Fig. 4 aus Holzmaden) ergänzt. Man beachte die sekundäre Verschmälerung im Vergleich zu *b* und die dichten Streifen auf den Randteilen der Mittelplatte bei x. Dorsalansicht.

b Paraplesioteuthis sagittata, nach dem Originalstück zu Münster, Beitr. 6, Taf. 7, Fig. 3 in der Bayr. Staatsammlung (Schausammlung), sorgfältig rekonstruiert. Hinter- und Vorderende sind ergänzt durch Fortsetzung des Fragments auf Grund der Zuwachslinien. Dorsalansicht mit dem (durchgebrochenen) Tintenbeutel. Gefunden bei Boll.

c Paraplesioteuthis sagittata var. *magna*, nach einem sehr schönen Stück in der Sammlung des Herrn B. Hauff in Holzmaden. Der vorigen Form durchaus ähnlich, aber etwas schlanker und viel größer. Wie diese zu ergänzen. Die zerbrochenen Seitenränder sind nach den Zuwachslinien der erhaltenen Teile ergänzt.

d Lioteuthis problematica, nach einem Schulp in der Universitätsammlung in Tübingen, mit Nr. 6746 bezeichnet (vgl. p. 132). Er stellt einen durchaus eigenartigen Typ dar, der mit keiner bekannten Gattung nähere Verwandtschaft zeigt. Man beachte die zwischen den Linien *y* und *a* liegenden Streifen, deren Natur nicht völlig klar ist. Sie können auf Grund der Zuwachslinien als Randstücke der Mittelplatte (wie *x*, Fig. *a*) aufgefaßt werden oder als atypisch entwickelte Seitenplatten.

1 Paramediale Rippen, *2* mediale Rinne, zum Teil mit feinster Leiste, *3* schlierenartig unregelmäßige Auflagerungen der Dorsalseite, *4* verstärkter Teil der Seitenplatte, *5* mediale Asymptote, *6* mediale Partie der Mittelplatte mit zwei ungleich schrägen Systemen von Querleisten, *x* laterale Partie der Mittelptatte mit (bei dieser Art) besonders dichten Bogenstreifen, *t* Tintenbeutel, *y* wohl die undeutliche mediale Asymptote, *v* Längsleiste, *m* Mittelrippe, *a* laterale Asymptote, *c* Conusfahne. Das Punktierte ist ergänzt.

teuthoidengladius. Eigentümliche Feststellungen habe ich bei verschiedenen Gattungen über die Insertion des Muskelmantels gemacht: Dieselbe hält sich nur im Bereich des Conus noch an dem freien Schalenrand, wie (p. 108) als primäres Verhalten vorauszusetzen ist. Beim Erwachsenen reicht die Mantelmuskulatur jederseits unter die Seitenplatten (Fig. 42 u. 43) und erreicht wohl regelmäßig die Mittelplatte. Es findet also hier gerade das Umgekehrte von dem statt, was wir (Fig. 7 c—e) bei den rezenten Teuthoiden (p. 158) beobachten und es dürfte dies mit der geringeren Biegsamkeit dieser Schulpe zusammenhängen. Dabei ist zu bedenken, daß die betroffenen Abschnitte der Schale nicht ohne weiteres zu homologisieren sind (vgl. Trachyteuthis), die sich darin den Prototeuthoiden anschließt.

D. Die Familie der *Plesioteuthidae* Naef 1921.

(System p. 534).

Diagnose: Mehr oder weniger schlanke Prototeuthoiden mit auf das Hinterende beschränkter, als Ganzes zum spitzen Conus zusammengebogener Conusfahne, die nach vorn in die relativ breiten, sich langsam verschmälernden Seitenplatten übergeht, — bei denen die Mittelplatte eine einfache oder doppelte Mittelrippe zeigt und neben einem breiteren Mittelteil sehr deutlich abgesetzte schmalere Seitenstreifen zeigt. — Flossen sehr kurz, subterminal, am Conus sitzend. — Nominaltypus: *Plesioteuthis prisca* (Fig. 42).

Die Einheitlichkeit dieser neuen Gruppe wird beim Vergleich der Fig. 41 b und 42 sofort klar, auch wenn man vermittelnde Formen (Fig. 41 a) nicht weiter ins Auge faßt. Ich halte es für sehr möglich, daß die Liasschulpe der Gattung *Paraplesioteuthis* den direkten Stammarten derer des Malms angehörten. Von einer schrittweisen Verfolgung kann freilich keine Rede sein.

Die Gattung *Paraplesioteuthis* Naef 1921.

(System p. 534, 539.)

Diagnose: Mehr oder weniger derbe Plesioteuthiden (des Lias), bei denen die Mittelrippe des Schulps im größten vorderen Teil doppelt und die Mittelplatte dorsal im medialen Teil mit mehreren Systemen paralleler, rückläufiger Querstreifen versehen ist. — Maßgebende Art:

1. Paraplesioteuthis sagittata (Münster 1843).

Hierher: *Geoteuthis sagittata* Münst. (Beitr. 6, 1843, p. 72, Taf. 7, Fig. 3), sowie auch wohl die ebenda beschriebene Varietät (Taf. 8, Fig. 4). *Belemnosepia sagittata* d'Orb. (1845 und 1855, p. 438. — 1846 Pal. univ. Taf. 27. — Pal. étr. Taf. 24 — 1850 Prodr. I, p. 242). — *Loliginites sagittatus* Quenst. (1849, p. 516, Taf. 35, Fig. 3. 1858, p. 244. 1885, p. 507). — Ibid. Chenu 1859, p. 41, Fig. 117.

Diese sehr charakteristische Schulpform ist besonders geeignet, der allgemeinen Morphologie der Teuthoidengladien zugrunde gelegt zu werden (vgl. Cephalopoden Bd. I, p. 137). Doch ist sie zurzeit nicht die älteste. Nach den Angaben des Herrn B. Hauff in Holzmaden treten *Belopeltis Aalensis* und *Geoteuthis simplex* im Lias ε daselbst tiefer als die vorliegende Art auf. Dieselbe ist allerdings auch weniger häufig und die Zahl der guten Stücke ziemlich gering. Dieselben sind in den Proportionen recht verschieden, bald schlanker, bald plumper, bald derber, bald zarter; ich würde verschiedene Arten unterscheiden, wenn nicht Übergänge zwischen den Extremen vorlägen und Geschlechtsunterschiede in Betracht zu ziehen wären. Die Hauptformen sind auf Fig. 41 b und c dargestellt; var. *magna* muß (ergänzt) reichlich 30 cm lang sein.

Die Mittelplatte ist spitz dreieckig, mit nach rückwärts zulaufendem Winkel. Sie zeigt im hintersten Abschnitt dorsal eine einheitliche kräftige, an *Plesioteuthis* erinnernde Mittelrippe, die sich aber bald in zwei paramediale Leisten spaltet. Dieselben weichen nach vorn langsam auseinander und schließen eine schmale Rinne ein. Zuletzt verflacht die ganze Bildung. An diesen komplexen Mittelnerv schließt sich jederseits ein Feld an, das eine quer-schräg gerippte Oberfläche zeigt. Die Streifen derselben laufen medial- und rückwärts und treten in mehreren Systemen auf, im Vorderteil ein schrägeres, im Hinterteil ein weniger schräges. Gegen die Mitte kreuzen sich beide. Auf dem vorderen Abschnitt treten in der Dorsalansicht außerdem unregelmäßige Schlieren auf, die vielfach wie ein blau-grau-weißlicher Emailleüberzug erscheinen. Die lateralen Teile der Mittelplatte sind durch scharfe Linien abgegrenzt und zeigen sehr auffällige, regelmäßige Bogenstreifung, die zur lateralen Asymptote einbiegt. Sie entspricht dem Zuwachs und kann im vordersten Schulpteil auch auf das mediale Feld hinüber verfolgt werden, so daß eine Ergänzung des fehlenden Vorderrandes möglich wird.

Die Seitenplatten verstreichen nach vorn und sind auch in der Mitte sehr schmal (meist ist die zarte Randpartie zum Teil

zerstört). Sie gehen nach hinten sehr allmählich in eine Conusfahne über und zeigen, wie diese, eine doppelte Streifung: Die einen Linien laufen dem freien Rande parallel und stellen den Zuwachs dar, die anderen laufen im spitzen Winkel zusammen und deuten auf die Spitze des Conus hin, der so leicht ergänzt werden kann. (Vgl. p. 167 unten!) Seinen Ventralrand konnte ich freilich nirgends beobachten. Man beachte auch den Tintenbeutel!

Mit dieser Art ist offenbar die folgende, die in Schwaben noch etwas jünger sein soll, aber ebenfalls dem Lias ε angehört, nahe verwandt.

2. Paraplesioteuthis hastata (Münster 1843).

Hierher: *Geoteuthis hastata* Münst. 1843. (Beitr. 6, Taf. 8, Fig. 3; Taf. 14, Fig. 4, p. 73). *Belemnosepia hastata* d'Orb. 1845, 1855 (p. 439); 1846 (Pal. univ. Taf. 28, Fig. 1, Pal. étr. Taf. 25, Fig. 1). *Belopeltis hastata*, ibid. 1850. (Prodr. I, p. 242.)

Diese Form ist im Vergleich auffallend zart und schmal, durchaus Plesioteuthis-ähnlich im Umriß, mit besonders dichten Bogenstreifen auf den Lateralfeldern der Mittelplatte versehen. Im übrigen gleicht sie der vorigen in allen wesentlichen Teilen. Die Veränderung nach vorn hin führt allmählich zu fast parallelen Seitenrändern, was ontogenetisch auf eine einseitige Streckung ohne entsprechende Verbreiterung schließen läßt.

Die Gattung *Plesioteuthis* Wagner 1860[1]).

Wagner unterschied (1860, p. 36) diese bestbekannte Form fossiler Teuthoiden zuerst als besondere Gattung, doch war sie schon von Voltz (1836) als wohl gesonderter Typ erkannt worden, ebenso von Münster (1839).

Hierher nur eine Art:

Plesioteuthis prisca (Rüppell 1829).

Zuerst beschrieben als *„Loligo" priscus* Rüpp. 1829, p. 8, Taf. 3, Fig. 1. (Sicher bestimmbare, deutliche Abbildung: Conusfahne, Mittelrippe, Längsrippe des Vorderteils sind am Gladius zu erkennen. Tintenbeutel, Muskelmantelteile, Flosseneindruck in typischer Weise vorhanden.) Weiterhin wurden die verschiedensten Namen eingeführt, meist für unvollständig erhaltene, dadurch mehr oder weniger eigenartig aussehende Stücke, oft auch für völlig

1) *Πλησίος* = nahestehend, nämlich (scheinbar) den rezenten Teuthoiden (*Ommatostrephiden*).

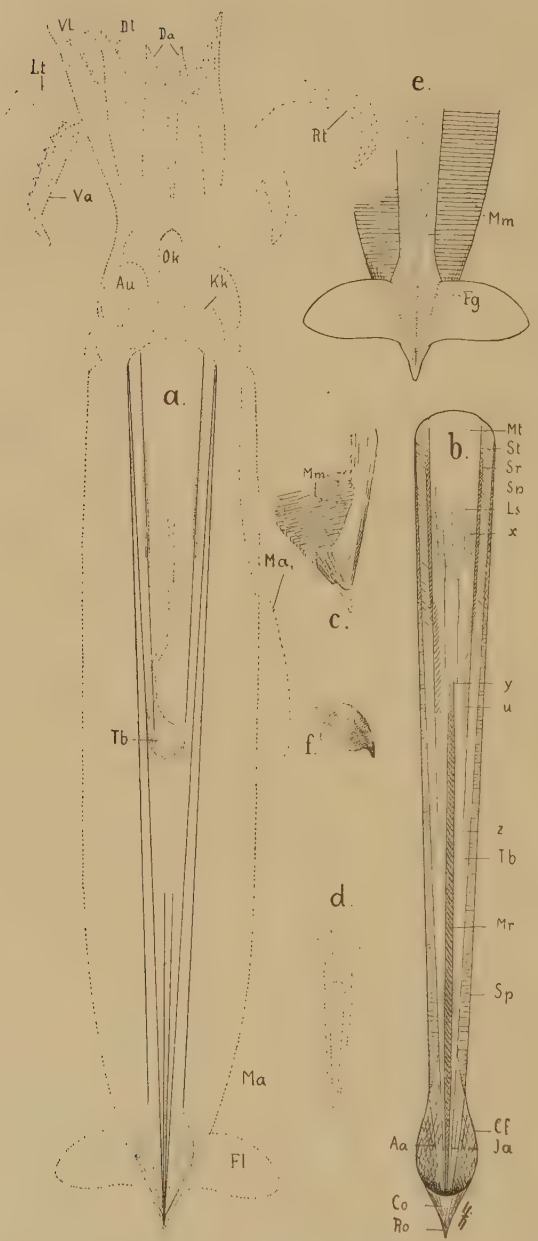


Fig. 42. *Plesioteuthis prisca*, nach verschiedenen Stücken des lithogr. Schiefers von Bayern. $^1/_2$ nat. Gr. *a* Gladius mit Abdruck des ganzen Tieres, nach dem Originalstück, von Eichstädt stammend, zu Fig. 1276 in Zittel (Broili), Grundzüge 1915, p. 583). Von einer Rekonstruktion ist, mit Ausnahme der leichten Schematisierung der Mantelseiten, abgesehen und es sind nur die sicher zu deutenden Teile eingezeichnet. Man beachte die sehr deutlichen Flossen, die Endspitze des Conus, den Tintenbeutel mit Ausgang, die Kopfknorpel und Augen, den Oberkiefer und besonders die Arme, von denen man leicht die dorsalen (*Do*) und dorsolateralen (*Dl*) und den ventrolateralen (*Vl*) der linken Seite identifiziert. Die zur Seite gebogenen undeutlichen (*Lt* u. *Rt*) dürften den Tentakelarmen und die rückwärts gewendeten den Ventralarmen entsprechen (*Va*). Man erkennt im Ganzen jedenfalls einen typischen Tintenfisch vom Charakter jüngster Teuthoiden (Fig. 61) in Dorsalansicht.

b Vollständiger Schulp in Ventralansicht nach einem sehr schönen Stück in der Bayr. Staatssammlung (wie *a*) liegend. — *Mt* Mittelfeld der Mittelplatte, bei *u* dunkler gefärbt; *St* Seitenfeld derselben; *Sr* trennende Längsrippe, bei *z* endigend; *Sp* Seitenplatte; *Ls* feine Längslinien; *x* rückläufige Schrägstreifen (punktiert, weil sehr fein und meist nicht wahrnehmbar); *y* Vorderende der starken Mittelrippe (*Mr*); *Tb* Tintenbeutel; *Cf* Conusfahne; *Ia* Mediale Asymptote; *Aa* Laterale Asymptote, *Co* Ventralwand des Conus, rekonstruiert; *Ro* Rostrum. Man vergleiche die unvollständige Figur bei Zittel 1885, p, 519.

c Seitenansicht des Hinterendes mit Conus eines Stückes aus der Häberleinschen Sammlung (ebenda), hinten punktiert ergänzt. *Mm* Muskelmantel; man beachte seine Insertion

typische. So berichtet schon Münster (1830, Jahrb. p. 404, 458) über *Onychoteuthis angusta*, eine Bezeichnung, die von Voltz (1835) aufgenommen wurde. 1846[1]) führte er dieselbe wieder als *Acanthoteuthis angusta* auf (Taf. 4, Fig. 1—3) nebst anderen Neuerungen und Abbildungen. Ohne Namen: Taf. 4, Fig. 4—6, Taf. 5, Fig. 1—5, Taf. 6, Fig. 3. *Ac. lata.*: Taf. 6, Fig. 5. *Ac. tricarniata*: Taf. 6, Fig. 6—7. *Ac. semistriata*: Taf. 7, Fig. 1. *Ac. subovata*: Fig. 2. *Ac. subconica*: Fig. 3, *Ac. acuta*: Fig. 4—5 (juv.). Die verwirrte Synonymie dieser Art ist aus d'Orbigny 1845 und 1855 zu entnehmen, welcher dieselbe unter folgenden fünf Namen aufführt, jedesmal mit Angabe weiterer Synonyma:

1. *Acanthoteuthis prisca* 1845 (1855), p. 409, Taf. 28. Hierher Körper und Armkronen unserer *Acanthoteuthis speciosa* Münst. (Fig. 1—3 [p. 180]), dazu ein Gladius ohne Conusteil von *Ples. prisca* (Fig. 4). Als Synonyma kommen auch beiderlei Formen vor, von denen ich nur die zu *Ples.* nenne: *Loligo priscus* Rüpp. 1829, *Onychoteuthis angusta* Münst. 1830, *Kelaeno sagittata* Münst. 1836 MS., *Onychoteuthis sagittata* Münst. 1837 (Jahrb. p. 252), *O. angusta* ibid., *O. tricarniata* ibid., *Acanthoteuthis brevis* Münst. 1842 (Beitr. 5, Taf. 1, Fig. 3) *Ac. prisca* d'Orb. 1846 (Pal. univ., Taf. 19—20, Pal. étr., Taf. 16—17).
2. *Ommastrephes cochlearis* 1845 (1855), p. 417. Dazu *Onychoteuthis cochlearis* Münst. 1837, p. 252. — *Ommastrephes cochlearis* d'Orb. 1841, Céph. acét. introd. p. XL, ibid. 1846; Pal. univ., Taf. 24, Fig. 2, p. 207; Pal. étr., Taf. 21, Fig. 2.
3. *Ommastrephes angustus* (p. 415, Taf. 30). Dazu: *Onychoteuthis angusta* Münst. 1830, Jahrb. p. 404 und 1836, p. 250, 630. —

am Conusrand, während die Muskelstreifen am Proostracum sich mit dem Schalenrand kreuzen. Solnhofen.

d Junge *Plesioteuthis* aus Eichstädt, ebenfalls in München liegend.

e Hinterende von *a* unter Verwertung vieler Stücke rekonstruiert. Insbesondere beachte man die Insertion (*Fg*) der Flossen auf dem Conus und das Unterfassen der Seitenplatten durch den Muskelmantel, wie es für die Prototeuthoiden charakteristisch ist (p. 111).

f Isolierter Schnabel (Oberkiefer) aus dem lithogr. Schiefer von Nusplingen. Vgl. Quenstedt 1858 (Jura), Taf. 99, Fig. 22. Das Stück liegt, als „Saepienschnabel" bezeichnet, in Tübingen und gehört fast sicher zu dieser Art. Es ist ein typischer Decapodenkiefer (vgl. Cephalopoden Bd. I, Taf. 17) und beweist mindestens, daß solche mit den rezenten durchaus übereinstimmende Formen schon im Jura vorhanden waren (vgl. p. 25). Ähnliche Stücke sind mir auch am Tier bekannt, aber keines ist so wohl erhalten.

1) Münster 1846 (p. 57). Untergattung „*Doryanthes*" für *Ac.* mit pfeilförmigen Schulpenden. Untergattung *Acanthopus* für einfach spitz endende Gladien. (Unvollständige Stücke).

O. Lichtensteinii 1837, Münst. MS. *O. sagittata* Münst. 1837, p. 252 (nicht Lam. 1799!). — *O. angusta* Münst. 1837, p. 252. — *Ommastrephes angustus* d'Orb. 1846 (Pal. univ., Taf. 23, Fig. 9—11, p. 412, Pal. étr., Taf. 20, Fig. 9—11), sowie 1850 (Prodr. I, p. 347).

4. *Ommastrephes intermedius* (p. 416). Dazu *Onychoteuthis intermedia* Münst. 1837, p. 252. — *Ommastrephes intermedius* d'Orb. 1841 (Cép. acét. introd. p. XL), sowie 1846 (Pal. univ., Taf. 24, Fig. 1, Pal. étr., Taf. 21, Fig. 1.

5. *Enoploteuthis subsagittata* (p. 358) = *Loligo subsagittata* Münst. 1836, (Jahrb. p. 582)[1]), ibid. 1839 (p. 375), ibid. 1843 (p. 107, Taf. 10, Fig. 3). (Diese Form zeigt eine breite Fahne nach Art der Gattung *Enoploteuthis* (rezent.), welche in Wirklichkeit nur der gepreßte Mantelsack ist.) Vgl. auch d'Orb. 1845, p. 398, Taf. 19, sowie 1846 (Pal. étr., Taf. 15, Pal. univ., Taf. 18), Originalstück in München. Die „Arten" 1, 3—5 anerkennt auch noch Fischer 1887, p. 348. Vgl. auch v. Bülow 1920, p. 263—266.

Quenstedt kennt schon 1845 (p. 518, Taf. 35, Fig. 3—4) nur *„Loligo" priscus* und zweifelt offenbar an der Gültigkeit anderer Arten. (Vgl. auch 1885, p. 508, Taf. 39, Fig. 7—8; hier zeichnet er den Conus, dessen Homologie mit dem der Belemniten er nicht klar erfaßt, ventral offen.)

Münster hielt seine vermeintlichen Arten für *„Teuthoiden"* mit Haken und nennt sie darum *„Celaeno"*, später, nach Wagner (1839) *„Acanthoteuthis"*. (Vgl. unter *Belemnoidea*.) Magen und Coprolithen, die offenbar zu den Stücken gehören, enthalten nämlich neben Schulpresten Häkchen. Auch am Vorderende der „Säcke" sollen einzelne Häkchen zu finden sein (Beitr. I, p. 104, VII, p. 57). Schon A. Wagner hat (1860) festgestellt, daß Ples. niemals Haken

1) Münster (Mitteil. an Bronn) berichtet darüber wie folgt p. 582: „Vor einiger Zeit habe ich in der Naturaliensammlung des Herzogs von Leuchtenberg zu Eichstädt die federförmigen hornartigen Leistchen eines vorweltlichen *Loligo* gefunden, welche denen des noch lebenden *Loligo sagittata* so ähnlich sehen, daß ich sie *Loligo subsagittata* genannt habe. Es ist das einzige Exemplar aus Solnhofer Schiefern, welches ich kenne, das unbestritten zum Genus *Loligo* gehört. Die übrigen hornartigen Leistchen in der Form eines dreischneidigen (p. 583) Degens, welcher bisher gewöhnlich für die inneren Leistchen von *Loligo* gehalten wurden, gehören nach meinen bestätigten Beobachtungen entweder zum Genus *Onychoteuthis* oder einem anderen Geschlechte, da sie an ihren Armen statt runden Saugnäpfchen Häkchen (griffes ou crochets) haben. Von den 20 Spezies Sepia-artiger Cephalopoden meiner Sammlung lasse ich die merkwürdigsten abbilden, um sie näher bekannt zu machen."

trägt, die als Bewaffnung der eigenen Arme gelten können, auch die Fig. 713, p. 517, bei Zittel 1885, ist sicher irreführend: Die hakenartigen Striche sind entweder nur eine unvollkommene zeichnerische Wiedergabe der Armeindrücke überhaupt oder sie sind ebenso aufzufassen, wie die queren Rillen auf solchen Eindrücken, die wir (p. 122) bei anderen Teuthoiden wahrnehmen. Ich sehe darin die Spuren muskulöser Teile, z. B. Schutzsaumstützen, wie sie allen Decapoden zukommen (Cephalopoden, Bd. I, p. 118).

In den neueren Lehr- und Handbüchern sind Figuren des Schulps von Plesioteuthis verbreitet. (Vgl. z. B. Keferstein 1866, Taf. 130, Fig. 7—8, Zittel 1885, p. 519), doch gibt keine der Darstellungen mehr als eine vage Vorstellung der Gesamterscheinung. Umso nachdrücklicher will ich auf Fig. 42 hinweisen, aus der die Möglichkeit eines strengeren Vergleichs der Prototeuthoidenschulpe mit denen der Belemnoiden ohne weiteres klar wird.

Plesioteuthis prisca ist wohl der häufigste Dibranchiat in den lithogr. Schiefern (d. h. dem Malm ε) von Bayern und Württemberg[1]). Stücke wie das der Fig. 42 a habe ich zwar nicht wieder gesehen; doch sind sehr viele leidliche vorhanden, die erlauben, auch schlechte Bruchstücke leicht und sicher zu interpretieren. Aus dem Vergleich aller ließe sich das Tier fast ebenso vollständig beschreiben, als es vor Kurzem noch für die meisten rezenten Verwandten geschehen war.

Der Schulp ist in der allgemeinen Gestalt und Gliederung dem von *Paraplesioteuthis sagittata* (Fig. 41 b) durchaus ähnlich, freilich viel schlanker. Die Gliederung der Mittelplatte in Mittel- und Seitenfelder, die schmalen Seitenplatten, die Gestalt und Zeichnung des Conus stimmen überein. Derselbe trägt hinten ein deutliches kleines Rostrum, das auch der genannten Vergleichsart kaum fehlt und ist gelegentlich plastisch im Kalkschiefer eingebettet, so daß seine Form völlig sicher festzustellen ist. Auffallend sind neben feineren Längslinien die drei Längsrippen. Die mittlere nimmt reichlich die hinteren zwei Fünftel ein und ist ein runder, starker Stab, der nach oben und unten sich zuspitzt und verstreicht. Er ist also durch sekundäre Auflagerung entstanden. Viel schwächer sind die seitlichen Rippen, die besonders im vorderen Drittel deutlich hervortreten, die Mittel- und Seitenfelder der Mittelplatte scheidend. Sie verstreichen nach vorn und hinten gleichfalls. Den

1) Eichstädt, Solnhofen, Daiting, Nusplingen.

Seitenfeldern fehlt die scharfe Bogenstreifung der vorigen Gattung, doch haben sie dieselbe Form. Bei besonders wohlerhaltenen Exemplaren erkennt man auch eine feine rückläufige Querstreifung der Mittelfelder *(x)*.

Besonders interessant ist die Korrelation zu den Weichteilen, wie sie Fig. 42 c und e erläutern. Die Insertion des Muskelmantels (p. 111) und der Flossen ist mit absoluter Sicherheit zu erkennen und dies ist wichtig für die Bestätigung und Ergänzung unserer aus der Morphologie der rezenten Teuthoiden übernommenen Vorstellungen (p. 22 u. 34). Freilich habe ich die Flossen nirgends so scharf umrissen wie auf Fig. 42 a gesehen; auch der Mantelsack ist meist noch stärker zerquetscht.

Der Umriß des Kopfes ist der eines schlanken Teuthoiden überhaupt. Man erkennt auf Fig. 42 a sehr deutlich die Augen, Kopfknorpel (oder opt. Ganglien) und den Oberkiefer. Die Arme sind kurz, stämmig und ungleich lang, von der dorsalen nach der ventralen Seite zunehmend. Sie zeigen keine deutlichen Näpfe, wohl aber wiederholte Eindrücke, die entweder diesen oder den zugeordneten Cirren entstammen müssen, und die der Uneingeweihte für Haken halten könnte. Ob Tentakelarme in den als *Lt* und *Rt* bezeichneten unregelmäßigen Spuren zu sehen sind, wage ich nicht mit Sicherheit zu bejahen. (Man vergleiche auch die Armkrone der Fig. 50). — Die Gladien dieser Art sind meist etwa 20—25 cm lang, selten etwas länger oder kürzer. Das dürfte der Normalgröße des erwachsenen Tieres entsprechen, die ja bei dibranchiaten Cephalopoden in sehr weiten Grenzen schwankt. (Vgl. Cephalopoden, Bd. I, Kap. 7). An *Plesioteuthis prisca* schließt sich auch die folgende Art, von der wir nicht allzu genaue Angaben besitzen, an und zwar erscheint es zweifelhaft, ob wir sie als Typus einer besonderen Gattung ansehen sollen oder nicht.

Dorateuthis syriaca Woodward 1883.

Die Originalabbildung des Autors (Taf. I, Fig. 1) gibt einen kleinen, 7 cm langen, zierlichen Decapoden wieder, der vielleicht mit der Abbildung unserer Fig. 50 artlich identisch ist und jedenfalls wie das dort dargestellte Fossil der ob. Kreide von Sahel-Almae angehört. Der Habitus ist der einer *Plesioteuthis prisca* (Fig. 42); doch reicht eine kräftige Mittelrippe bis zum Vorderende des Gladius, soweit dies zu beurteilen ist und die Arme erscheinen, wie auf Fig. 50, gestreckt, steif und spitz. Spuren von einem Tentakel-

arm sind anscheinend wahrzunehmen. Sicher beobachtet man acht Arme mit Andeutung von Näpfen, Kopf mit Augen und Kiefern, Mantelsack mit Gladius und Tintenbeutel. Die Verbreiterung des Hinterendes gleicht der bei vielen Plesioteuthis-stücken zu beobachtenden und ist auf die Flossen und den Conus zurückzuführen. Doch ist deren Gestalt nicht genauer zu erkennen. Die Mittelrippe scheint hier verstärkt. Woodward nimmt bei der Rekonstruktion verbreiterte Seitenplatten an, wodurch sich *D.* einer *Leptoteuthis* nähern würde. Doch sind die Spuren derselben am Fossil selbst offenbar nicht deutlich. — Die versuchte Rekonstruktion ist im Einzelnen willkürlich oder gibt die zufälligen Umrisse des Petrefakts ohne Kritik wieder. An *Plesioteuthis* schließen sich wohl auch die folgenden Formen an:

Die Gattung ***Styloteuthis*** Fritsch 1910.

Die Originalbeschreibung und Abbildung der hierher gestellten Arten war mir leider nicht zugänglich. v. Bülow 1920 gibt folgende Merkmale: Längsaxe mit starkem und rundem Kiel, nach hinten zu gespitzt. Als Arten werden genannt:

St. caudata Fritsch, p. 13, Taf. 5, Fig. 2 und
„ *convexa* „ „ 12, „ 5, „ 1

beide aus der ob. Kreide Böhmens.

Auch *„Acanthoteuthis" Maestrichtensis* Binkhorst 1861 (p. 11, Taf. 5 d, Fig. 4) aus der Kreide von Maestricht ist wohl zu *Plesioteuthis* zu stellen (vgl. Zittel 1885, p. 519).

E. Die Familie der *Leptoteuthidae* Naef 1921.

(System p. 534.)

Hierher nur:

Die Gattung ***Leptoteuthis*** H. v. Meyer 1834.

Dazu nur eine Art:

Leptoteuthis gigas H. v. Meyer[1]).

Synonyma: *Leptoteuthis gigas* H. v. Meyer 1834, p. 292 ibid. 1836, p. 56; *Acanthoteuthis Orbignyana* Münster 1846, Taf. 7, Fig. 6; *Acanthoteuthis lata* Münster 1846, Taf. 6 Fig. 4; *Acanthoteuthis gigantea* Münster 1846 (VII), Taf. 8. Unbenannte Form von Schulpen: Münster 1846 (VII), Taf. 6, Fig. 1—2; *Lepto-*

1) *Λεπτός* = schlank. Dies ist die größte fossile Kalmarform.

teuthis gigas d'Orb. 1846 (Pal. étr. Taf. 15, p. 363, Pal. univ. Taf. 12); *Loliginites alatus* Fraas 1855, p. 88; *Leptoteuthis gigas*

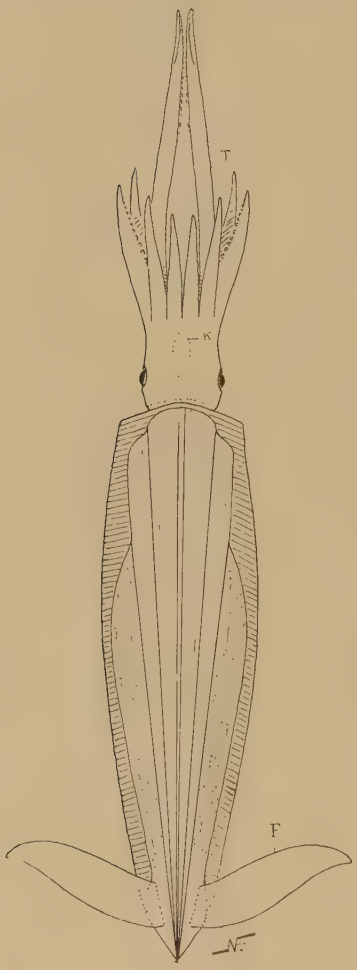


Fig. 43.

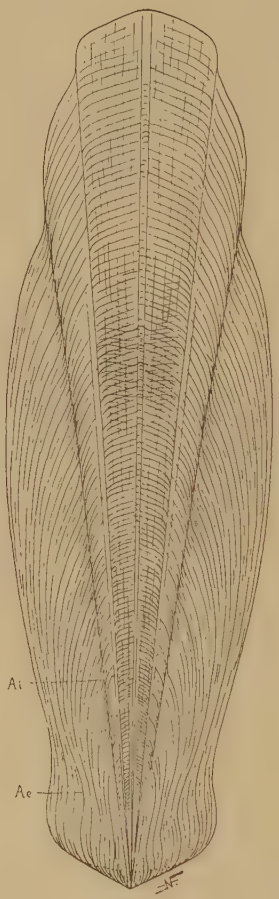


Fig. 44.

Fig. 43. Junge *Leptoteuthis gigas* nach der Photographie einer Platte aus Solnhofen (Crick 1915, als „*Plesioteuthis prisca*") von mir rekonstruiert. $^1/_4$ nat. Größe. Besonderes Interesse haben die voll abgezeichneten Flossen (*F*) sowie die Tentakel (*T*) die gewöhnlich fehlen. Die Platte zeigt das Tier in bildmäßiger Vollständigkeit, so daß Arme, Kopf, Mantelsack, Flossen, Conus (mit Rostrum?) völlig sicher darzustellen sind. Die Augen und Näpfe sind ergänzt (vgl. Cephalopoden, Bd. I, p. 143 u. 148).

Fig. 44. *Leptoteuthis gigas* Meyer 1834 nach dem Originalstück von Wagner (1860, Taf. 2) von Daiting stammend, in München (Schausammlung) liegend (Häberleinsche Sammlung) in $^1/_4$ nat. Gr., links rekonstruiert.
Ai innere, *Ae* äußere Asymptote. Man beachte die rückläufigen Linien über den Zuwachslinien der Mittelplatte!

Wagner 1860, p. 19—26, Taf. 2; *Leptoteuthis gigas* Chenu 1859, p. 37, Taf. 99 (unkenntlich), *Leptoteuthis gigas* Keferstein 1866, p. 1443, Taf. 130, Fig. 6.

Kaum weniger häufig, aber bei seiner Größe (der Schulp wird etwa 1 m lang) in vielen Teilen meist stärker zerstört, weil langsamer eingebettet als *Plesioteuthis*. Ein kleines Exemplar, von Crick 1915 (als *„Plesioteuthis prisca"*) abgebildet (Fig. 43), ist darum besonders lehrreich. Sein Habitus lehnt sich unverkennbar an den der vorigen Art an; doch ist das Tier weniger schlank, die Flossen sind weiter auseinander gezogen, fast bandartig, Tentakel sind mit Sicherheit zu beobachten. Der Gladius zeigt eine ähnliche Gliederung der Mittelplatte wie Ples., was mich vor dieser Generalrevision der fossilen Tintenfische veranlaßte, beide Gattungen in eine Familie zusammenzustellen (Cephalopoden, Bd. I, p. 47 u. 143). Bei strengerer Betrachtung treten die Unterschiede stärker hervor: Die Seitenplatten sind breit, blattartig, der Conus stumpfer. Die Seitenfelder der Mittelplatte bleiben hinter den Mittelfeldern auffallend zurück und statt einer stabartigen Mittelrippe finden wir eine bandartige, sehr flache mit leicht vorgebogenen Querlinien verzierte, die nur ganz am Ende den Charakter einer scharfen Leiste annehmen kann. Die Verstärkungsleisten zwischen Mittel- und Seitenfeldern sind unbestimmter, flacher, auf dem mittleren und hinteren Teil am besten ausgebildet. Rückläufige quere Verzierungslinien treten auch hier an den Mittelplatten auf, zeigen aber einen mehr wellenartigen Verlauf.

An dem bei großen Stücken stumpfer (wie bei Fig. 44) erscheinenden Conus beobachtet man z. T. quere Falten, die eine Kammerung (vgl. p. 104) vortäuschen, aber wohl durch die Pressung des Schiefers sekundär hervorgerufen sind. — Das Tier dürfte im Malm die Rolle der großen Formen von *Loligo vulgaris* gespielt haben, welche dieselben Dimensionen erreichen. Ein großes sehr schönes Exemplar habe ich in Tübingen (Universitätssammlung) studiert. Es gibt einen bildmäßigen Eindruck vom ganzen Tier, das auf einer ebenen Platte völlig gepreßt und ausgebreitet ist. Der Gladius ist soweit erhalten, daß er mit Sicherheit bestimmt werden kann (wie Fig. 44, aber mit weniger stumpfem Conus). Vom Muskelmantel ist die Querstreifung und der rohe Umriß deutlich. Was aber als Trichter gedeutet wurde, ist nur ein Fetzen des Mantelsackes, der seitlich verschoben ist (das Tier liegt auf dem Bauch). Auch die allgemeine Form des Kopfes mit Resten der

Kiefer und vier Armstümpfe sind zu erkennen. An diesem glaubte man sogar die Hakenbewaffnung zu sehen. In der Tat sind wohl querstehende Gebilde an den Armen vorhanden gewesen, die von Näpfen, Basalpolstern derselben und Schutzsaumstützen herrühren können. Aber was heute so schön an dem Petrefakt hervortritt, ist ein Präparationsprodukt. Durch die technische Bearbeitung sind die blaugrau gefärbten Tierreste in der Weise hervorgehoben, daß ringsum auf den hellen Kalk vertieft wurde. Natürlich kann so jede beliebige Zeichnung erzeugt werden und wir sind daher nicht mehr in der Lage zu beurteilen, was hier vor der Mißhandlung wirklich zu sehen war. Von Haken nach Art einer *Acanthoteuthis* (Fig. 91) ist keine Rede. Nur Weichteile haben die an sie gemahnenden dunklen Spuren hervorgerufen, was ausdrücklich hervorgehoben sei, um nicht neuerdings eine Irreführung durch eine „Kelaeno mit Haken" (vgl. Fig. 56, sowie Cephalopoden Bd. I, p. 147) zu ermöglichen.

F. Die Familie der *Geoteuthidae* Naef 1921.

(System p. 534.)

Die Gattung ***Geoteuthis*** Münster 1843 part.

Die hierher gehörigen Arten des Jura und der Kreide wurden mit den verschiedensten Gattungsnamen belegt: *„Belemnosepia"* Agassiz 1835, d'Orbigny 1845 (p. 433), *Loligosepia* Quenstedt 1843, *Belopeltis* Voltz 1840, *Palaeosepia* Theodori 1844, *Loliginites* Quenst. 1849 und dabei mit Belemnitentieren, Belopeltiden und anderen Decapodenresten vermengt, verwechselt und irrtümlich verbunden. Als maßgebende Art ist *Geoteuthis simplex* [Voltz 1840 = *Geoteuthis lata* Münst. 1843 = *G. Orbignyana* ibid.] anzusehen, für die der Name zuerst verwandt ist. (Abgebildet zuerst bei Buckland 1838, Taf. 30.)

Diagnose: Plumpe *Prototeuthoidea,* deren breite Conusfahne dorsal weit nach vorn reicht, etwa die hintere Hälfte des Proostracums als blattartiges Gebilde umfassend. — Lias-Malm.

Die tiefgreifende Verschiedenheit dieser Schulpform von der des *Belopeltis Aalensis* (p. 125) ist mir erst nachträglich aufgefallen. In Cephalopoden, Bd. I, p. 47 findet man diese Typen noch vereinigt. (L. c. p. 143 habe ich sie getrennt, freilich unter nicht haltbaren Namen, die sich aus der verwirrten Vorgeschichte ergaben.) Maßgebend ist das Verhalten der Conusfahne, welches diese Formen

zwischen *Paraplesioteuthis* (Fig. 41 b, c) und *Belopeltis* (Fig. 57) einordnet.

Geoteuthis simplex (Voltz 1840).

Diese Art Schulp wurde von Voltz als Proostracum eines unbestimmten Belemniten angesehen und *„Belopeltis" simplex* genannt (1840, Taf. 2, Fig. 1—2, zu derselben stellen wir auch seine *B. emarginata*). Auch 1841 (p. 625 des Jahrb. f. Min.) wird diese Auffassung befestigt. Münster (1843) bezeichnet dieselbe Form (Beitr. 6, Taf. 7, Fig. 1) als *Geoteuthis lata* und (Taf. 7, Fig. 2) als *G. Orbignyana*[1]); d'Orbigny (1845, 1855) führt beide „Arten" als *Belemnosepia* (p. 436 u. 438) auf und bildet die erste (Taf. 31, Fig. 1) ab. 1846 (Pal. univ., Taf. 25, Fig. 1, Taf. 26, Fig. 1 u. 3 und Pal. étr., Taf. 22, Fig. 1, Taf. 23, Fig. 1 u. 3) gibt er Abbildungen von beiden. — Quenstedt kennt nur *„Loliginites" simplex* (1849: Taf. 33, Fig. 6—7, p. 511; Taf. 34, Fig. 1; 1885, 1858: Taf. 39, Fig. 10). Chenu (1859) bringt wieder beide Typen Münsters (p. 41, Fig. 114, 118, 119). Keferstein (1866, p. 1443, Taf. 130, Fig. 5), nur *Geoteuthis (Belemnosepia) lata*.

Es handelt sich um einen durchaus einheitlichen Schulptypus (Fig. 45), den ich nach den Originalen Münsters in München mit größter Sorgfalt rekonstruiert habe, was auf Grund genauer Verfolgung der Zuwachslinien ja leicht ist. Man erkennt in der Abbildung dann folgendes: Die Conusfahne (*c*) reicht sehr weit hinauf und scheint sogar bestrebt zu sein, ihren Ansatz am Proostracum (bei *a*) zu überholen; jedenfalls findet man eine Linie (*x*),

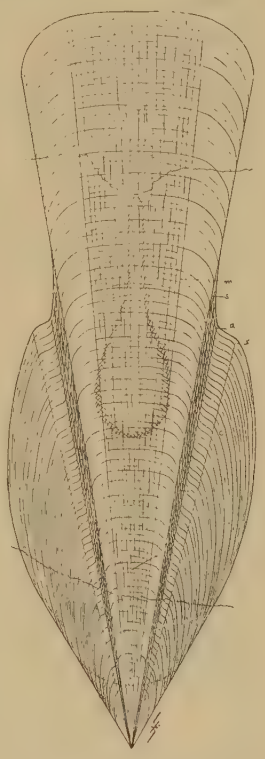


Fig. 45. *Geoteuthis simplex* (Voltz 1840) nach dem Originalstück Münsters (*„Geoteuthis lata"*, Beitr. VI, Taf. 7, Fig. 1) aus Lias *ε* von Metzingen, von der Rückenseite gezeichnet, vor u. hinter den Bruchlinien ergänzt. $^1/_8$ nat. Gr. — *m* Grenzlinien zwischen Mittelstück und Seitenstreifen der Mittelplatte; *s* mediale Asymptote; *a* laterale Asymptote, die schmale Seitenplatte begrenzend; *x* Seitenlinie, die „Seitenbogenzone" lateral begrenzend; *c* Conusfahne, hinten in einen tütenförmigen Conus zusammengebogen.

1) Diese Form ist hinten willkürlich und sehr unrichtig ergänzt nach ungenau gezeichnetem Fragment, das etwas schief gedrückt ist.

auf der die Zuwachslinien einen vordrängenden stumpfen Winkel bilden. Die Seitenplatten des Proostracums sind sehr schmal und zeigen eine dichte Längs- und Hyperbelstreifung zwischen den beiden scharf gezeichneten Asymptoten. Die Mittelplatte ist durch die Abgrenzung von Lateralfeldern mit auffallender Bogenzeichnung dreiteilig und auf dem Mittelfeld fein längs- und quergestreift, ohne Medianrippe.

Diese Schulpe sind fast immer mit einem großen Tintenbeutel versehen und zeigen häufig Reste der Mantelmuskulatur. Ob deren Ansatz sich auf den Rand beschränkt, oder auf die Conusfahne dorsal oder ventral übergreift, habe ich hier nicht sicher ermitteln können. *Geoteuthis* wird etwa 30 cm lang und tritt mit *Belopeltis Aalensis* im unteren Lias ε auf. (In Holzmaden liegt *Paraplesiotheutis sagittata* nach Angaben von Herrn B. Hauff daselbst etwa 1,3 m höher.) Im schwäbischen Lias ist die Art weit verbreitet (Frittlingen, Holzmaden, Boll, Ohmden u. a. O.).

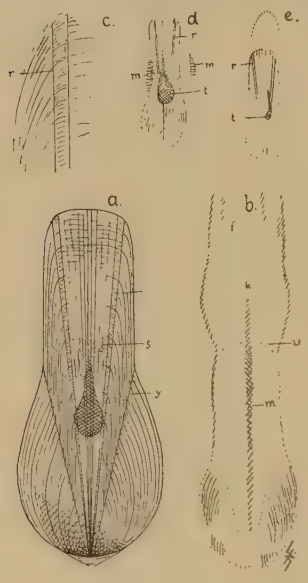


Fig. 46. *Geoteuthis Münsteri* (d'Orb. 1846).
a Rekonstruktion des Schulps nach alten, mir bekannt gewordenen Stücken, insbesondere dem in München (Schausammlung) liegenden Original Münsters (Beitr. VII, Taf. 6, Fig. 1—2), wie die folgenden $^1/_2$ nat. Gr. *r* Seitenstreifen der Mittelplatte, *s* rückkläufige Querlinien, *y* laterale Asymptote. Fundort: Daiting, Lithogr. Schiefer.
b Abdruck des Tieres mit Kopf (*k*) und Armen (*f*) sowie deutlichen Spuren der Schale im hinteren Teil. *v* Stelle des Vorderrandes derselben; *m* Mittelrinne. Original aus Solnhofen (Häberleinsche Sammlung 1880) in Berlin.
c Detail zu *e* in doppelter Größe.
d Kleines Stück aus Eichstädt, in München (Studiensammlung) liegend, mit großem Tintenbeutel (*t*) und Resten des Muskelmantels (*m*) aus der Leuchtenbergschen Sammlung stammend.
e Ebensolches Exemplar aus Eichstädt in der Sammlung des dortigen Lyzeums (bezeichnet: „Ein *Geoteuthis*") mit Abdruck des Kopfes.

Geoteuthis Münsteri (d'Orb. 1846).

Das Originalstück dieser Art wurde wohl von Münster (Jahrb. 1837, p. 252) unter *Onychoteuthis cochlearis* ohne scharfe Kennzeichnung mit inbegriffen und später (Beitr. 7, Taf. 6, Fig. 1 u. 2) ohne Beschreibung und Namen abgebildet. d'Orbigny, an den Münsters Angaben und Bilder gelangt waren, nennt die Art

(1841, Fér. u. Orb. introd., p. XL.) „*Ommatostrophes Münsteri* und beschreibt sie 1845 (1855), p. 417 unkenntlich. 1846 bildet er sie ab, unter demselben Namen, dessen Sinn damit sichergestellt ist. (Pal. étr., Taf. 24, Fig. 3, Pal. univ., Taf. 21, Fig. 3) [Die daneben-stehende Fig. 2, *O. cochlearis*, gehört offenbar zu *Plesioteuthis*, vgl. p. 115.] Wagner 1860, p. 45, 68 hält *G. Münsteri* für ein *Teuthopsis-(Palaeololigo-)*Fragment, das von Münster als *Acantoteuthis cochlearis* bezeichnet sei. Ich fand in der Schausammlung zu München das Münstersche Originalstück, nach dem die Fig. 46a hergestellt ist als „*Celaeno cochlearis* Münster" bezeichnet. Die beiden Namen sind sicher oft verwechselt worden.

G. Die Familie der *Belopeltidae* Naef 1921.

(System p. 534.)

Hierher Schulpe nach Art der *Belopeltis Aalensis* (Zieten) (s. unten!).

Die Gattung *Belopeltis* Voltz 1840.

Für die älteren Bezeichnungen dieser Arten gilt das (p. 122) bei *Geoteuthis* Gesagte. Neuerdings werden sie meist als *Geoteuthis Bollensis* bezeichnet. Art- und Gattungsnamen haben aber eine andere Bedeutung. (Siehe bei *Beloteuthis Bollensis* und *Geoteuthis*, p. 124.) *Belemnosepia* und *Palaeosepia* sind unnötige Bezeichnungen für das angenommene Belemnitentier, zu dem unsere Schulpe zum Teil gestellt wurden (p. 109). *Loligosepia* bedeutet schon bei Blainville 1825 so viel wie *Sepioteuthis* (rezente Kalmar-Gattung). Als typische Art muß die folgende gelten:

Belopeltis Aalensis (Zieten 1830).

Dieselbe ist zuerst von Zieten (1830, Taf. 25, Fig. 4, p. 34) abgebildet und beschrieben worden als *Loligo Aalensis* Schübler (vgl. p. 144) und gleich daneben als *L. Bollensis* Schübler (Fig. 5—7). Da die letztere Bezeichnung im gleichen Werke (Taf. 37, Fig. 1, p. 49) für unsere *Beloteuthis Bollensis* verwandt wird, muß umsomehr die erste gelten. Dieselben Namen zitiert Zieten auch 1839 und identifiziert damit *Onychoteuthis prisca* Münst. 1828 (vgl. p. 109). Die hierher gehörigen Schulpe sind die gemeinsten des Lias ε, aber stets zerbrochen und zunächst von sehr verschiedenem Ansehen. Daher zahlreiche Synonyma und Verwechslungen.

Schon Voltz (1840) unterschied zu Unrecht einen *Belopeltis marginatus* (p. 25, Taf. 1, Fig. 1), *B sinuatus* (p. 28, Taf. 1, Fig. 2), sowie einen *B. regularis*. Mindestens gehört die 2. Form, soweit kenntlich, auch die anderen, hierher. Münster (1843) führte außer *Geoteuthis Bollensis* (Taf. 8, Fig. 1) noch eine *G. speciosa* (Fig. 2) und *obconica* (Taf. 9, Fig. 1) ein, die alle mit *B. Aalensis* identisch sind. Diese „Arten" tauchen auch unter *Belemnosepia* bei d'Orbigny (1845, 1855, p. 440—441), wieder auf, 1846 wurden sie von ihm abgebildet (Pal. univ., Taf. 28 u. 29, Pal. étr., Taf. 25 u. 26). (Vgl. d'Orb. 1850, Prodr. 1, p. 242).

Quenstedt lehnt später (1858, p. 244) seine Bezeichnung *Loligosepia Bollensis* 1839, p. 163 ab. Seit 1849 (p. 508, Taf. 32, Fig. 11—13, Taf. 33, Fig. 1—5) nennt er die Art *Loliginites Bollensis*, früher (1843, p. 252) auch *Loligo Bollensis*. (Siehe auch 1858, p. 243, Taf. 34, Fig. 1, 1885, p. 567, Taf. 39, Fig. 9). Chenu 1859 führt unsere Form als *Belopeltis marginatus* (p. 41, Fig. 116) auf.

Wir haben auf Fig. 47 b eine Rekonstruktion des Schulps dieser Art gegeben, welche dessen Besonderheit leichter, als die Fragmente, die meist vorliegen, erkennen läßt: Auffallend ist an demselben die ungewöhnliche Entwicklung der Conusfahne: Dieselbe reicht bis gegen das Vorderende des Schulps, wobei die Ecke, die schon bei *Geoteuthis* (Fig. 45 *x*) beim Übergang der Zuwachslinien in die Seitenplatte gebildet wird, scharf vorgezogen werden muß. Dadurch entsteht eine scharfe Kante (*A*), welche man für die laterale Asymptote halten könnte, da sie einen seitlichen Streifen, der mit rückwärts gebogenen Linien verziert ist, natürlich begrenzt. An Hand der Fig 47 a wird man aber leicht feststellen, daß die Asymptote weiter medial liegt, nämlich da, wo die Streifenbogen umwenden (*e*). Ebenso wird durch diese Metamorphose die Lage der medialen Asymptote verwischt, indem das scharfe Rückwärtswenden im Bereich der Linie *J* wegfällt.

Diese „Bogenstreifen" geben ein sehr charakteristisches Bild und Kennzeichen ab, das übrigens leichten Schwankungen unterworfen ist. Es tritt in der Ventralansicht viel stärker hervor, indem dort die Schalen-(Hypostracum-)lagen in diesem Bereich schuppenförmig übereinander geschoben sind, sich von vorn nach hinten deckend. Man könnte darum überhaupt daran zweifeln, daß die Bogen („Ogives" bei Zieten) dieser Zone wirklich den Zuwachslinien des Oostracums entsprechen und sich fragen, ob sie

nicht etwa ausschließlich der sekundären Auflagerung[1]) angehören. Ein Vergleich sehr vieler Stücke hat mir die erste Ansicht bestätigt. Die Begrenzung der Bogenstreifen ist, besonders in der Ventralansicht, sehr scharf durch eine sekundäre Auflagerung, welche, zum Teil auf dem Streifen liegend, zwei kantige schmale Grenzleisten liefert.

Die Mittelplatte zeigt keine Abgrenzung von Lateralfeldern. Dafür ist sie durch eine scharfe Mittelrippe halbiert (*k*). Dieselbe erscheint in der Ventralansicht als lineare Leiste, dorsal als schmale Rinne, begleitet von flachen Erhebungen und mit feinster medialer Kante im Grunde.

Die Mittelplatte zeigt zarte Längslinien und bogenförmige Zuwachsstreifung. Die letztere verhält sich etwas wechselnd, indem sie bald in der Mitte völlig flach, bald etwas rückwärts eingezogen verläuft. Solche Unbestimmtheit bezieht sich kaum auf den wachsenden Vorderrand, sondern ist eher einer Schwankung im Zuwachs sekundärer Auflagerungen zuzuschreiben.

Die Schulpe sind immer stark defekt. Stets fehlt das zartere Vorder- und Hinterende, so daß über den Conus nur so viel bekannt ist, als aus den Zuwachslinien hervorgeht: Dieselben beweisen ein spitzes Ende; die relative Größe der Dute ist völlig unsicher. Die Wölbung der Schulpe bewirkte meist ein Auseinanderplatzen der Hälften beim Einbetten im Liasschiefer. Dadurch ist der Winkel der Seitenstreifen, welcher sonst als Merkmal in Betracht käme, gewaltsam verändert und sehr wechselnd. Fig. 47 gibt eine sorgfältig ermittelte Normalansicht, nach einem schönen in München liegenden Exemplar unter Mitverwertung vieler anderer.

Deutsche Fundorte sind überall da, wo Lias ε zutage tritt: Holzmaden, Schwarzach, Trittlingen, Boll, Mittelgau, Ahlen, Ohmden, Hondelage (bei Braunschweig).

Die Varianten des Aalensis-Typus aus dem deutschen Lias sind kaum gesonderte Arten gewesen; jedenfalls läßt sich darüber nichts Sicheres ausmachen, da der Erhaltungszustand viele Merkmale, die an sich zu Unterscheidungen brauchbar wären, verdeckt. Formen aus dem französischem Gebiet haben mir nicht vorgelegen,

---

1) Voltz (1836, p. 324) spricht von „Zuwachsstreifen, welche die Enden einer Reihe von übereinander liegenden Blättern sind". Er macht auch auf den Gegensatz zu *Loligo* aufmerksam, in dem hier der Zuwachs am stumpfen, dort am spitzen Ende erfolgt. Das ergibt sich für uns aus der Gegensätzlichkeit der *Proto-* und *Metateuthoidea*.

auch nicht in Abbildungen. Wir kennen darüber nur die Angaben von d'Orbigny und Deslongchamps.

Sicher verschieden von den deutschen Schulpen der Art sind die verwandten englischen von Lyme-Regis, von denen mir einer in Tübingen vorgelegen hat. Dies ist schon Voltz (1840, p. 30) aufgefallen, der besondere Arten (mehr als nötig!) unterschied. Auch Buckland bezeichnet nur eine den deutschen Schulpen ähnliche Form (1836, Taf. 28, Fig. 6, Taf. 29, Fig. 2) als „*Loligo*" *Aalensis*, die übrigen, abweichenden, läßt er ohne Artbenennung. Kennzeichnend ist vor allem der Verlauf der rückläufigen Linien auf den Bogenstreifen. Derselbe ist bei den Bucklandschen Schulpen zum Teil viel flacher als bei den deutschen und das laterale Ende dieser Linien reicht nicht so weit nach vorn.

Wir unterscheiden daher im Anschluß an Voltz 1840 wenigstens noch eine besondere Art von *Belopeltis*:

Belopeltis Bucklandi Voltz.

Hierher Buckland 1836, Taf. 30, Taf. 29, Fig. 1 u. 3. Behandelt bei Voltz 1840, p. 30 als *B. Bucklandi* (Taf. 30) und *B. acuminatus* (Taf. 29, Fig. 1), sowie Taf. 29, Fig. 3 als weitere besondere Art ohne Benennung. (Vgl. d'Orbigny, 1846, Pal. univ., Taf. 29, Fig. 3; Pal. étr., Taf. 26, Fig. 3).

Die Gattung ***Parabelopeltis*** Naef 1921.

(System p. 534.)

Hierher nur eine Art:

P. flexuosa (Münster 1843).

Originalkennzeichnung: *Geoteuthis flexuosa* Münst. (VI), Taf. 9, Fig. 2. Weiter wenig beachtet, mit *Belopeltis Aalensis* oder *Geoteuthis simplex* verwechselt. Nach Wagner (1860, p. 62) zu *Geoteuthis sagittata* gehörig, der die allgemeine Erscheinung weniger gut erhaltener Stücke in der Tat ähnlich ist.

A. d'Orbigny (1845, 1855, p. 437) führt die Art als *Belemnosepia flexuosa* und bildet sie (Taf. 31, Fig. 2) ab. Ebenso 1846 (Pal. univ., Taf. 25, Fig. 2 und Taf. 26, Fig. 2. — Pal. étr., Taf. 22, Fig. 2 und Taf. 23, Fig. 2). Auch Chenu (1859, p. 41, Fig. 115, 120) führt sie unter gleichem Namen.

Diese Art findet sich vor allem bei Holzmaden im Lias ob. ε. Wohl bestimmbare Exemplare sah ich auch in Braunschweig, aus

der Nähe dieser Stadt (von Hondelage). (Gleiches Alter). Obwohl sie in diesen Gegenden offenbar jünger ist als *Geoteuthis simplex* und *Belopeltis Aalensis*, stellt sie augenscheinlich zwischen beiden (Fig. 45 u. 47b) Typen die Vermittlung her.

Von der ersten Art ist sie immerhin sehr scharf durch die Mittelrippe unterschieden: Dieselbe stellt (dorsal) eine schmale scharfe Kante zwischen zwei schmalen Rinnen dar. Rechts und links davon sind verstärkte Platten. Die medialen Asymptoten treten

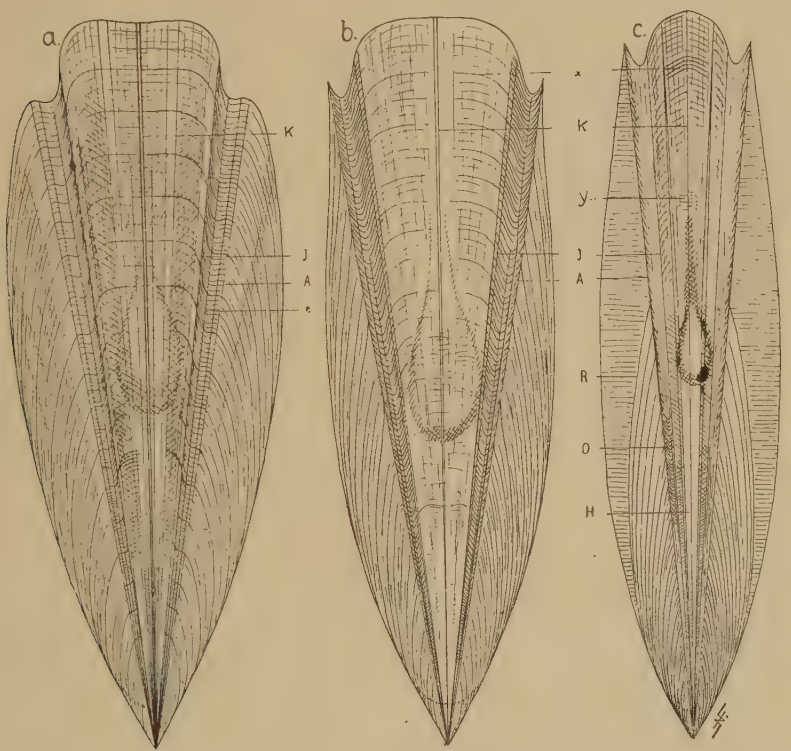


Fig. 47. Verschiedene *Belopeltidae*; rekonstruiert nach den Zuwachslinien. $^1/_2$ nat. Gr. Lias *ε*.

a Parabelopeltis flexuosa (Münst. 1843) nach einem Stück in der Sammlung des Herrn B. Hauff in Holzmaden.

b Belopeltis Aalensis (Zieten 1830) nach einem Stück (F bezeichnet) in München (Studiensammlung).

c Loliginites coriaceus (Quenst. 1849) nach einem Stück in München aus Holzmaden (Oppelsche Sammlung) (bezeichnet mit *E*). Alle unter Verwertung des ganzen Materials der Sammlungen von München, Stuttgart, Tübingen, Holzmaden, Wien, Berlin gezeichnet. Dorsalansichten. *K* Mittelrippe (Kiel), *J* mediale, *e* laterale Asymytote, *A* Seitenlinien, die Bogenstreifen begrenzend, *x* Zuwachslinien der Mittelplatte, *y* aufgelagerte Querstreifen, *R* Grenze des normal gestreiften Teils der Fahne, *O* Bogenstreifen, *H* helle Zone der Mittelplatte.

a wird etwa zweimal, *b* und *c* werden viermal so groß wie die Fig.

als freie Kanten scharf hervor und die Zuwachslinien der Bogenstreifen sind wellenförmig, seitlich nur schwach und mit stumpfer Ecke vorgezogen. Die Bildung der charakteristischen Bogenstreifen ist damit erst eingeleitet. Sie sind nach innen noch in typischer Form durch die medialen Asymptoten begrenzt. Die Mittelplatte zeigt eine sehr ausgesprochene Längsstreifung und eine freilich undeutliche Abgrenzung von Lateralfeldern mit differenter, meist dunklerer Färbung.

Die Gattung ***Loliginites*** Quenstedt 1849 (s. restr. Naef 1921). (System p. 524).

Hierher die folgende Art:

Loliginites coriaceus Quenst. 1849.)
(= *Teudopsis Agassizii* Deslongchamps 1835.)

Die erste sichere Kennzeichnung dieses Typs ist durch Quenstedt 1849, p. 512, Taf. 34, Fig. 5—8, geschehen. Diese ist also maßgebend. Doch dürfte wohl auch schon Münsters (1843, Taf. 6, Fig. 6) *Sepialites striatulus* hierher zu stellen sein. Mit Sicherheit gehört *„Teudopsis"* Deslongchamps (1835, p. 72, Taf. 5, Fig. 15) zu dieser Art und dieser problematische Gattungsname ist damit auszuschalten. Denn obwohl Desl. keine prägnante Abbildung oder Beschreibung geliefert hat, wurde durch Quenstedt die Zugehörigkeit seiner Originalart nachträglich festgestellt. Er berichtet (1858, p. 245):

„Ich habe mich an den Originalen in der schönen Sammlung des Herrn Deslongchamps zu Caen überzeugt, daß *Teudopsis Agassizii* vollkommen mit *Coriaceus* übereinstimme, aus der Zeichnung und Beschreibung war das nimmermehr zu vermuten. Daher muß meine Benennung, mag sie auch später sein, beibehalten werden" (p. 245). (Vgl. auch unten p. 144.)

Dazu gehört auch wohl: *Sepialites striatulus* Quenstedt (1849, p. 515, Taf. 36, Fig. 20). d'Orbigny 1845 (1855) führt die Art (p. 437) als *Belemnosepia Agassizii* nach Desl., ohne sie prägnant zu kennzeichnen. Die Abbildung (Taf. 31, Fig. 3) ist eine völlig verfehlte Rekonstruktion, die nichts von den Kennzeichen dieser Form enthält als etwa die Art der Längsstreifung. (Vgl. 1846, Pal. univ., Taf. 25, Fig. 3; Pal. étr., Taf. 22, Fig. 3.) Mit dem giltigen Namen, finden wir die Art bei Quenstedt 1858, p. 244, Taf. 34, Fig. 8, sowie 1885, p. 507, Taf. 39, Fig. 11. Als

Belemnosepia Agassizii tritt sie noch bei Chenu 1859 (p. 41, Fig. 113) auf.

Die spezielle Übereinstimmung mit den beiden anderen Gattungen dieser Familie ist nicht auffallend: Vielfach liegen ja nur die Hinterenden vor und zwar mit abgebrochener Spitze. Daran fällt die scharfe Längsstreifung der Mittelplatte und die sehr dichten und besonders deutlich hervortretenden Zuwachslinien der Conusfahne auf, die zunächst eine Rekonstruktion nach Art von *Geoteuthis* suggerieren. Dann kennt man lange Platten (bis 30 cm), auf deren Vorderteil die Längsstreifung sich stark verwischt und durch Bruch oder Biegung unübersichtlich wird. Die Conusfahne reicht weit hinauf, zeigt aber einen ganz anderen Charakter: Statt der Längsstreifung, die völlig fehlt (anscheinend), findet man eine sehr feine quere Schraffierung auf dem ungewöhnlich zarten Blatt, unter das ganz deutlich der Muskelmantel medialwärts hineingereicht hat. Nur besonders wohlerhaltene Stücke zeigen mit der wünschenswerten Evidenz die Zusammengehörigkeit von beiderlei Fragmenten. Man sieht dann, daß die Conusfahne in einen derben hinteren und medialen und einen zarten lateralen, vorderen Teil zerfällt, welcher letztere offenbar erst auf späteren Stadien zur Ausbildung gelangte und sich über den Muskelmantel, der seine Insertionsstelle festhielt, hinwegschob.

Die Zugehörigkeit zu *Belopeltis* wird durch die weit nach vorn reichende Conusfahne und den ganzen Habitus wahrscheinlich gemacht. Doch fehlt scheinbar die charakteristische Bogenstreifung derselben. In ähnlicher Aufdringlichkeit wie bei der genannten Gattung kann man sie in der Tat nirgends finden. Wenn man aber überlegt, daß doch zwischen der Mittelplatte und der Conusfahne die Seitenplatte nicht einfach ausgefallen sein kann, so wird man die seitlichen Teile der vermeintlichen Mittelplatte genauer untersuchen und findet dann Folgendes: Eine scharf begrenzte, den Bogenstreifen entsprechende Zone weist über die Längsstreifen hinlaufende, quere, sehr zarte Linien auf, die den für Belopeltis so kennzeichnenden Verlauf nehmen; besonders ist dies in der mittleren bis hinteren Partie des Schulps deutlich zu sehen, wenn dieser wohl erhalten ist. Man muß zur Feststellung vielfach die Lupe benutzen, wird sie dann aber stets finden. (Auf Fig. 47 c, bei o, sind die Linien unnatürlich verstärkt.)

Die Mittelplatte zeigt in der hinteren Partie fast stets eine auffallend helle Mittelzone und dunklere Seitenfelder. Die Median-

linie nimmt ein feiner, vorn auslaufender Kiel ein. Andere Längsstreifen bieten ein für klare Beschreibung zu wechselndes Bild und werden nach vorn ganz unbestimmt.

Auch diese Art ist im Lias ob. ε verbreitet. Ich habe Stücke von Trittlingen, Holzmaden, Mössingen (in Schwaben) sowie von Curcy und Trois-Monts (France, Calvados) gesehen. Der Gladius wird etwa 40 cm lang. Er zeigt nach Quenstedt (1849, p. 512—515) z. T. schöne Reste des Weichkörpers, zu deren Deutung diesem hervorragenden Beobachter jedoch nicht genügende Sachkenntnisse zu Gebote standen. Der Magen mit Leptolepis-Schuppen und -Gräten, sowie Reste des Muskelmantels und der Tintenbeutel sind mit Sicherheit zu erkennen.

H. Die Familie der *Lioteuthidae* nov. fam.

Hierher nur

Die Gattung *Lioteuthis* nov. gen.

mit einer einzigen Art:

Lioteuthis problematica n. sp.

Die Eigenart dieses Typus verlangt die Aufstellung einer besonderen Familie, die ziemlich isoliert ist.

Hierher stelle ich einen Gladius aus dem Lias (Fig. 41 d), den ich im Museum von Tübingen auffand, wo er mit der Nummer 8764 bezeichnet war. Es ist eine Form, die mit keiner anderen vereinigt werden kann und darum eine besondere Familie und Gattung bilden muß. Doch ist sie leider für deren Charakteristik recht schlecht erhalten. Man unterscheidet undeutlich: Mittel- und Seitenplatten, die letzteren mit sehr eigenartigen Zuwachsstreifen, die ersteren mit feinen Längsfalten und einer deutlichen, schwachen Mittelrippe im hinteren Teil. Etwa in der Mitte liegt ein mäßig großer Tintenbeutel. Conusfahne und Conus sind nicht mehr zu erkennen. Es ist eine merkwürdig einfache Form, die man auch für ein Belemnitenproostracum halten könnte, wenn die eigentümlichen Seitenplatten nicht wären.

I. Zweifelhafte Formen der *Prototeuthoidea*.

1. „Loliginites (Geoteuthis) Zitteli“ E. Fraas 1882.

Hierher Fig. 48.

Das Originalstück, im Naturalienkabinett zu Stuttgart, zeigt ein ungewöhnlich wohlerhaltenes ganzes Tier, bei der Spaltung

eines Kürbisgroßen „Laibsteines“ [1]) dorsoventral geteilt, so daß die beiden Spaltflächen beinahe identische Bilder vom Habitus des Tieres in Dorsal- bzw. Ventralansicht geben. Bei näherem Zusehen zeigte sich allerdings, daß die nach Fraas (p. 223) „prachtvoll erhaltenen Augen“ auf dem Stein übermalt waren und nur eine außerdem falsche Interpretion des Präparators (?) darstellen. Auch sonst wird mehr ein guter Gesamteindruck geboten, den Fraas' Originalfigur sehr schön wiedergibt, als kennzeichnende Einzelheiten. Von der Schale ist keine deutliche Spur da, so

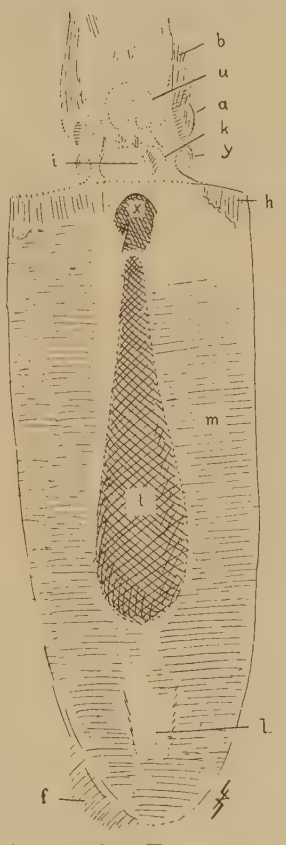


Fig. 48. *Loliginites Zitteli*, nach dem Original, $^1/_4$ nat. Größe. Die Figur hebt nur die sichtbaren Teile des Tieres hervor, ohne eine Interpretation zu suggerieren. *b* Armstümpfe, *u* Unterkiefer, *a* Auge (!), *k* Kopfknorpel, *y* Halsfalte (?), *i* Stelle, wo der Trichter sitzen muß, *x* Angeblicher Trichter (nach Fraas), vielleicht das Vorderende der Leber, als dunkel gefärbter Steinkern, vielleicht auch ein Steinkern (Schlammfüllung) des Trichterraums, *h* längsfaseriger Teil des Mantels, wohl die Hautschicht desselben, *m* querfaseriger, grob gestreifter Muskelmantel, *t* Tintenbeutel, *l* Lücke im Muskelmantel (an Stelle des Schulps, von dem aber nichts zu sehen ist), *f* Flossenmuskulatur. — Ein Trichterausschnitt ist nicht nachgewiesen, die auf der einen Platte fehlende Mantelpartie findet sich an entsprechender Stelle der Gegenplatte. Der Kopfknorpel soll Muskelstruktur zeigen (Fraas, p. 223). Natürlich ist eine so feine anatomische Trennung der Bestandteile nicht möglich.

daß die Identifizierung mit bekannten Schulpen oder Typen von solchen unterbleiben muß.

Immerhin ist die Gesamterscheinung die eines *Belopeltis Aalensis* und die auffallende Größe des Tintenbeutels kann wenigstens als Kennzeichen eines Prototeuthoiden aus der Verwandtschaft dieser Form gelten. Im Einzelnen kann ich die von Fraas gegebene Rekonstruktion nicht billigen. Der „Trichter“ dürfte in Wirklichkeit das Vorderende der Leber darstellen, die Augen sind nur angedeutet und liegen weiter vorn, von den Armen sind nur (abgefressene oder abgefaulte) Stümpfe vorhanden, über ihre wirkliche Länge läßt sich nichts aussagen. Dagegen erkennt man

1) Derselbe wurde im Lias *ε* bei Schöneberg von Pfarrer Hartmann gefunden und gespalten.

allerdings deutlich die „Flügel" des Unterkiefers, welche die Lage der Mundmasse bezeichnen, sowie die Seitenteile des Kopfknorpels. Man betrachte die Fig. 48, die leicht mit Fraas' Originalfiguren zu vergleichen ist. Sehr wohl erhalten ist die Muskelstruktur an Armen, Mantel und, wie mir scheint, auch an Resten der terminalen Flossen. Davon hat Fraas Abbildungen geliefert, aus denen eine große Übereinstimmung der Gewebe mit rezenten Decapoden hervorgeht.

2. *„Sepialites Sahil Almae"* O. Fraas 1878 (MS.)

Hierher stelle ich ein Petrefakt aus dem Libanon, im Naturalienkabinett zu Stuttgart liegend und von O. Fraas mit obigem

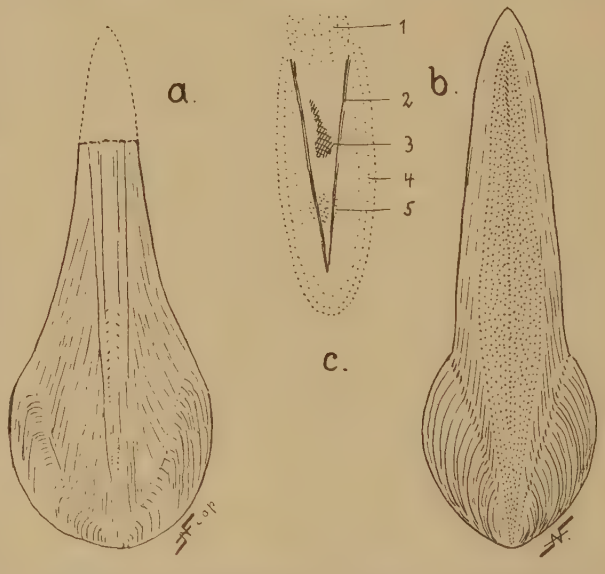


Fig. 49. Teuthoidenschulpe aus der Kreide. *a Glyphiteuthis minor* nach Fritsch 1910, Taf. 16, Fig. 13 *a* (nat. Größe). Obere Kreide Böhmens. *b Trachyteuthis libanotica* (Fraas 1878) nach dem Originalstück von Fraas (1895, Taf. 6, Fig. 3) in Stuttgart und zwei größeren Exemplaren in Berlin. In den Proportionen eines der letzteren, von Hakel stammend, 1877 gekauft, in nat. Gr. gezeichnet. Die anderen sind aus Sahel-Alma (alles obere Libanon-Kreide). *c „Sepialites Sahel-Almae"* (O. Fraas 1878 MS.) in Stuttgart, ebendaher. Skizze in $^1/_5$ nat. Gr. Man erkennt auf des Platte den Mantelsack (*4*), Magen (*5*), Tintenbeutel (*3*) sowie Reste der Schale, insbesondere zwei Seitenrippen (*2*) der Mittelplatte (vgl. Fig. 47 b) sowie den Kopf (*1*). Der Habitus ist der einer *Geoteuthis*.

Namen belegt. Die Etikette lautet: „*Sepialites Sâhil-Almae* Frs. Sahil-Alma Ecire 1878". Es handelt sich um ein Tier von ähnlichem Habitus wie *Geoteuthis (Loliginites) Zitteli*, ohne deutliche Armreste, dafür mit deutlichen Spuren der Eingeweide und der Schale. Kopf und Mantelsack sind unbestimmt umrissen, der Tintenbeutel, von mäßiger Größe, weit vorn liegend. Vom Schulp sind an diesem, sowie an einem ähnlichen, weniger gut erhaltenen Stück die Umrisse der spitz dreieckigen, freilich verkrümmten

Mittelplatte zu erkennen. Dieselbe scheint von zwei dicken, verbogenen Leisten oder Stäben begrenzt, die vielleicht mit den eigentümlich ausgebildeten Bogenstreifen von *Belopeltis Aalensis* zu vergleichen sind. (Vgl. die rohe Skizze auf Fig. 49).

3. Ommatostrephes Meyrati Ooster 1857.

Ein zweifelhaftes Fossil, das von Ooster 1857 (vgl. 1863, p. 5, Taf. 1, Fig. 1—2) als Conus eines „*Ommatostrephes*" im Sinne d'Orbignys (p. 115) gedeutet wird. Es stammt aus dem Neocom von Rufisgraben bei Beatenberg (Kanton Bern) und zeigt keine morphologisch bemerkenswerten oder kennzeichnenden Züge eines wirklichen Teuthoiden.

Fig. 50. Armkrone eines Teuthoiden aus der Kreide des Libanon. „*Plesioteuthis Fraasi*", vermutlich zu „*Dorateuthis syriaca*" (p. 118) von Sahel-Alma nach Woodward 1896, p. 233, Taf. 1 (vgl. auch O. Fraas 1878, „Aus dem Orient", p. 90). Drei Armpaare ungleicher Länge, ein längerer Arm, Spuren von Näpfen oder Armcirren (Schutzsaumstützen, sowie die Kieferspitzen sind in typischer Form zu erkennen. Nichts Spezifisches fällt auf. 1/2 n. Gr.

K. Die *Mesoteuthoidea* Naef 1921.

(Cephalopoden, Bd. 1, p. 145.)

Diagnose: Mesoteuthoiden sind fossile Teuthoidea (Lias bis Kreide), bei denen die Mittelplatte des Gladius vorn mit verschmälertem Bogen, mit Spitze oder zugespitztem Fortsatz abschließt, median mehr oder weniger deutlich zu einer nach unten offenen breiten Rinne („Kiel") zusammengebogen ist[1]) und lateral nicht durch Asymptoten scharf von den Seitenplatten abgegrenzt wird, — bei denen die Conusfahne blattartig ist, gegen die Hälfte der Länge des Gladius einnimmt und hinten in einen löffel- oder schöpfkellenartigen Conus übergeht, — bei denen auch laterale Asymptoten durch eine leichte Einbiegung der Zuwachslinien unauffällig aber deutlich ausgeprägt sind.

Diese Formen führen offenbar durch eine Reihe von Übergängen hindurch zu den rezenten, Loligo-ähnlichen Schulpen

1) Quenstedt bezeichnete (1849) speziell die Beloteuthiden nach dem Kiel als „*Crassicarinati*" und stellte sie zu den „*Tenuicarinati*" in Gegensatz, welche die ihm bekannten Prototeuthoiden ohne Plesioteuthis umfassen. Letztere wies er einer besonderen dritten Gruppe der „*Hastiformes*" zu. Als vierte muß seine Gattung *Sepia (Trachyteuthis)* gelten.

über, die wir als *Metateuthoidea* zusammenfassen. Das spricht sich in folgenden Zügen aus: 1. Die Verkalkung des Gladius nimmt ab, er wird hornartig, dünn und anscheinend biegsam. 2. Das Vorderende der Mittelplatte verschmälert sich und läuft bei den extremen Formen schließlich in einen spitzen, langen Fortsatz aus. 3. Diese Veränderung zieht eine Verschmälerung der Mittelplatte überhaupt zugunsten der Seitenplatten mit sich. Sie wird schließlich zu einem schmalen Streifen, der zwischen den blattartigen Seitenteilen als Mittelrippe erscheint und als „Rhachis" bezeichnet wird. 4. Die Seitenplatten beschränken ihre Verbreiterung immer mehr auf den hinteren Teil des Schulps, während sie nach vorn gegen die Rhachis auslaufen, die also, wie ein Blattstiel, im vorderen Abschnitt frei steht. 5. Die Verschmälerung der Rhachis wird zum Teil dadurch bewirkt, daß sie sich zu einem nach oben gerichteten „Kiel" zusammenbiegt, während die Unterseite median eine breite Rinne zeigt. 6. Der Conus wird gerundet schöpfkellen- bis löffelartig.

Durch die Umbildung der breiten Mittelplatten zur freien Rhachis, wie sie sich vornehmlich innerhalb der Familie der Beloteuthiden verfolgen läßt, werden anatomische Veränderungen im Gebiet des Nackenknorpels, der Kopffußretraktoren und der Stellarganglien bedingt, wie ein Vergleich der Fig. 40 und 58 im allgemeinen lehren wird. Die graduellen Verschiedenheiten gewinnen damit eine gewisse Bedeutung, welche zur Aussonderung der vorliegenden Gruppe berechtigt. Über den morphologischen Charakter derselben machte sich schon Voltz (1836) Gedanken. Er schreibt, allerding im Hinblick auf eine spezielle Gattung *(Beloteuthis)*, die er *„Teudopsis"* nennt (p. 3): „on peut donc definir le *Teudopsis* de la manière suivante: gaîne nulle, alvéole fort incomplète, cornée; région dorsale (unsere Mittelplatte) fort allongée; régions hyperbolaires (Seitenplatten) fortement développées surtout dans leur partie inférieure ou postérieure, région ventrale et concamérations nulles". — Offenbar ist diese Vorstellungsweise z. T. schief, mangels scharfer Formbegriffe.

L. Die Familie der *Trachyteuthidae* Naef 1921.

(System p. 534.)

Diagnose: Plumpe Mesoteuthoiden, deren mehr oder weniger Sepia-ähnliche Schulpe kräftig verkalkt sind und in der Mittelzone

des Rückens höckrige Rauhigkeiten zeigen. Typische Art: *Trachyteuthis hastiformis* (Rüpp). (Vgl. Zittel, Grundzüge 1921, p. 595.)

Die Gattung *Trachyteuthis* H. v. Meyer 1846.

H. v. Meyer 1846, p. 598 kennzeichnet dieselbe völlig eindeutig als durchaus besondere, mit Sepia nicht (wie damals üblich) zu verwechselnde Gattung folgendermaßen: „Die Schulpe, welche der in der lebenden Sepia am ähnlichsten sind, sind davon (doch) so sehr verschieden, daß sie in ein eigenes Genus gebracht werden müssen, das ich *Trachyteuthis* nenne. Die Sammlung zu Ansbach besitzt ausgezeichnete Schulpe zweier Spezies der Art, die ich als *T. oblonga* und *T. ensiformis* bezeichne; letztere scheint einem bei Münster (VII. T. 9. f. 3) abgebildeten Fragment anzugehören; erste Spezies ist in Münsters Heften nicht enthalten. Auf der Unterseite dieser beiden Schulpen nahm ich eigentümliche kleine runde Eindrücke wahr, welche mitunter gestrahlt sind oder einen eckigen Eindruck enthalten und freilich nur entfernt an die Gelenkflächen von Stielgliedern gewisser Krinoiden erinnern." — Er „fand, daß sie eine der Mittellinie der Schulpe entsprechende Reihe bilden".

Die hierher gehörigen Schulpe stellen in Wirklichkeit wohl nur eine Art dar, die schon früher gut beschrieben war:

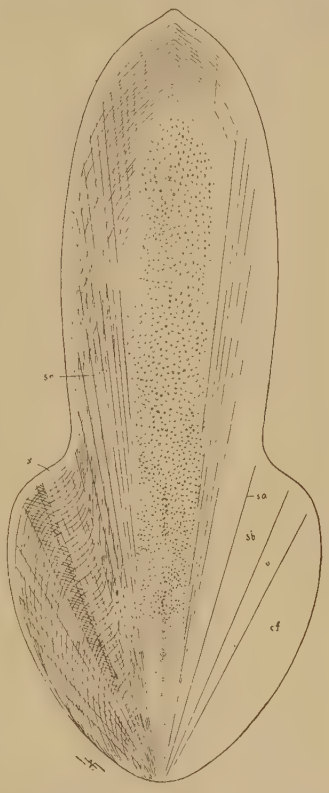


Fig. 51. *Trachyteuthis hastiformis* (Rüpp. 1828). Nach dem Originalstück von Zittel 1885, p. 516 (vgl. Grundzüge 1921, p. 595) in München (Lehrsammlung Nr. 34) aus Eichstädt rekonstruiert. $^1/_8$ nat. Gr. — *y* leichte Mittelrinne mit vorgezogenen Zuwachslinien, *z* Höckerzone der Mittelplatte, an *Sepia* erinnernd, *sp* Seitenplatte, *x* unverkalkte Randzone, *sa* laterale Asymptote, *sb* Seitenbogenstreifen, *v* Streifen mit, rückläufigen, aufgelagerten Linien, wie *sb* und *cf* zur Conusfahne gehörend.

Trachyteuthis hastiformis (Rüppell 1829).

Diese Art ist schon bei Knorr (Merkwürdigkeiten I, Taf. 22, Fig. 2) abgebildet, aber erst von Rüppel 1829 (p. 9, Taf. 3,

Fig. 2) einwandfrei gekennzeichnet worden. Sie gehört zu den häufigeren Formen der Solnhofener Schiefer, ist aber nie ganz tadellos erhalten. Daher bieten die verschiedenen Petrefakte ein sehr wechselndes Bild: Sie zeigen oft nur einzelne Schichten oder Abdrücke auf einer Platte, oder sind verbogen und seitlich zusammengeschoben, in eine Ebene auseinander geplatzt, usw. Daher die zahlreichen Synonyma.

Sepia hastiformis Rüppell 1829 = *S. antiqua, caudata, linguata, obscura, regularis, gracilis* Münst. 1837. [Vgl. d'Orbigny 1845 und 1846, Taf. 5—6, der die Abbildungen der Münsterschen „Arten" mitteilt und einige einzieht; bestehen läßt er: *linguata, obscura, regularis* und *gracilis*. *S. venusta* Münster 1837, bzw. d'Orb. 1845, 1846, Taf. 7 gehört nicht hierher. Siehe bei *Argonauta!*] = *Trachyteuthis hastiformis* und *ensiformis* Meyer 1846, p. 598; 1856, p. 106, Taf. 19 = *Sepia hastiformis* Quenstedt 1849, Taf 31, Fig. 25, Taf. 32, Fig. 1, p. 493. Wahrscheinlich gehört hierher auch *Coccoteuthis latipinnis* Owen 1855, p. 124, Taf. 7.

Man vgl. auch: Fraas 1855, p. 86; Wagner 1860, p. 6—18; Chenu 1859, p. 45, Fig. 132—137. (Hier wieder die Münster-d'Orbignyschen Arten): Keferstein 1866, p. 1441, Taf. 130, Fig. 10 als *„Coccoteuthis" hastiformis*; Fischer 1887, p. 357. (Er sieht hier den Übergang der Sepiophora zu den Chondrophora.)

Trachyteuthis erreicht ungewöhnliche Dimensionen (Wagner 1860, p. 11): Stücke bis zu 75 cm Gladiuslänge sind gefunden, solche von 40—50 mehrfach. Da die Arme sehr lang sind, müssen die Tiere bis zu 1,5 m gemessen haben.

Diese Art ist überall im lithogr. Schiefer gefunden; Nusplingen, Solnhofen, Eichstädt, Daiting. Schöne Exemplare liegen in München, isolierte Armkronen sah ich in Berlin, völlig übereinstimmend mit der Abbildung Cricks (1896) und den am Tier beobachteten Teilen.

Die Form des Schulps ist oval in der kleineren, hinteren Hälfte durch die „Flügel" der Conusfahne verbreitert, am Vorderende ganz unbedeutend zugespitzt in Betonung des Mesoteuthoidencharakters. Das leichte Spitzchen, das bei weniger gut erhaltenen Exemplaren nicht merklich ist, geht in einen sehr flachen, schmalen, ebenfalls nur angedeuteten und oft kaum wahrzunehmenden Mediankiel über. Mittel- und Seitenplatte zeigen keine natürliche Abgrenzung mehr und sind beide nebst den Zuwachslinien durch feine Längstreifen verziert, die auf den Conus zulaufen (Fig. 51).

Die laterale Asymptote *(sa)* ist deutlich bestimmbar, wenn auch meist nicht scharf gezeichnet und grenzt die Conusfahne ab. Diese zerfällt in drei Felder (die auf Fig. 51 mit *sb, v* und *cf* bezeichnet sind), von denen das mediale unschwer mit dem entsprechenden von Fig. 73a, 45 und 47a zu vergleichen ist. Das anschließende zeigt eine rückläufige Querstreifung, welche die Zuwachslinien kreuzt und wohl mit dem Ansatz der Flossen in Beziehung steht.

Der Conus ist, wie bei allen Mesoteuthoiden, löffelartig gerundet, völlig stumpf, im Gegensatz zu den Metateuthoiden, die darin z. T. eher den Prototeuthoiden gleichen. Besonders auffallend ist die völlig an *Sepia* (*officinalis* z. B.) erinnernde Chagrinierung des Mittelfeldes der Rückenseite. Dieselbe besteht aus runden Höckerchen, die wie die erhabenen Teile von Druckknöpfen aussehen und zur Befestigung der Rückenhaut dienen mochten. Mit Sepia stimmt ferner das Vorhandensein einer zarten unverkalkten Randzone *(x)* überein, die an dem schönen Fragment, welches der Fig. 51 in diesem Punkte zugrunde liegt, besonders gut zu beobachten war. Freilich ist das, wie sich bei näherem Zusehen ergibt, eine Eigenschaft aller überhaupt verkalkten Schulpe. (Vgl. z. B. die Fig. 35a, b, 37c, 38g, f, 90.) Wenn man dazu noch die allgemeine Form ins Auge faßt, wird man die Zuteilung der Gattung zu den Sepien, wie sie die älteren Autoren vornahmen, sehr wohl begreifen.

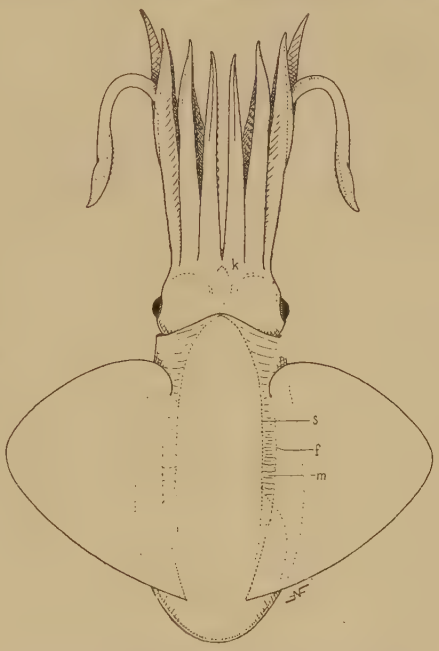


Fig. 52. Rekonstruktion von *Trachyteuthis hastiformis* nach dem von Crick (1866, Taf. 14, Geol. Mag.) abgebildeten wohlerhaltenen Stück. Tentakelarme, Näpfe, Schutzsäume, Augen sind in typischer Form hinzugefügt. Die Flossen sind nach einem anderen Exemplar in der Sammlung des Lyzeums zu Eichstädt liegend und ebenfalls daher stammend eingezeichnet. Sie sind dort mit voller Deutlichkeit erhalten. $^1/_2$ nat. Gr. *s* Seitenrand des Proostracums, *f* Flossengrund (Gelenkknorpel, deutlich abgedruckt!); *m* Muskelmantel.

Diese Übereinstimmung ist umso auffallender, als sie sich auf den Bau der Weichteile erstreckt (Fig. 52). Nach dem schönen Stück Cricks 1896, einem im Besitz O. Abels im Wien liegenden, zum Teil noch besser erhaltenen, und einem im Lyzeum zu Eichstädt gezeichneten, das auf Platte und Gegenplatte sehr schön den Abdruck beider Flossen zeigt, konnte ich die Rekonstruktion desselben sehr vervollständigen und war überrascht, so weitgehende Anklänge zu finden. Besonders auffallend ist folgendes: Wie bei *Sepia*, greift auch hier der Muskelmantel auf die Innenseite der „Flügel", d. h. der Conusfahne über (man vergleiche Fig. 35 c), und bringt damit diese Gattung zugleich in nähere Beziehung zu den Prototeuthoiden und in Gegensatz zu den Metateuthoiden (Fig. 58). Offenbar muß auch eine ähnliche Lebensweise angenommen werden: Der plumpe Bau, die Schwere des Schulps lassen eine mehr oder weniger benthonische Variante des Teuthoidentyps annehmen [1]).

Fischer (1887, p. 357) sieht hier einen Übergang von den „Chondrophoren", d. h. Teuthoiden zu den „Sepiophoren".

2. Trachyteuthis libanotica (O. Fraas 1878).

Diese Art ist von O. Fraas 1878 als *„Geoteuthis" libanotica* (p. 90) beschrieben und abgebildet worden, sie soll acht „büschelartige" Fangarme besitzen, also auch in der Armkrone der vorigen gleichen. Ich habe die Originalstücke im Stuttgarter Naturalienkabinett und im Berliner naturhist. Museum studiert und die Fig. 49 b danach gezeichnet, die eine Kombination derselben bedeutet. *T. libanotica* bleibt offenbar klein; ihr Proostracum ist schmaler als das der vorigen Art und läßt so den Gegensatz zu den *Belotheuthidae* weniger scharf erscheinen.

Die Gattung *Glyphiteuthis* Reuß 1854 [2]).

Hierher zwei von Fischer 1887, p. 357 zu *Trachyteuthis* gestellte Arten aus der böhm. Kreide:

Glyphiteuthis ornata Reuß.

(Vgl. *Gl. ornata* Fritsch 1910, p. 13—14, Taf. 5, Fig. 6).

Aus dem Pläner vom weißen Berge bei Prag. Ein Abdruck der oberen Seite ist wohl erhalten. Der spatelförmige Schulp ist 23,3 cm lang, vorn stumpf zugespitzt, sich nach hinten allmählich ausbreitend, dann mit Conusfahne, eiförmig-löffelartig endigend.

1) Dasselbe gilt wohl für Geoteuthis, Belopeltis, Paraplesioteuthis (?), Beloteuthis!

2) Reuß, Loliginidenreste in der Kreideformation. Abh. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. (5), Bd. VIII, Anhang p. 28, Taffelfig. 1—2.

Der Löffel ist nur 8,2 cm lang und 7,76 cm breit, das Proostracum hinten 5,46 cm breit. Der kräftige Mediankiel ist 4,5 mm breit, von der Mitte aus am stärksten entwickelt. Er zeigt jederseits viele quere Kerben mit zwischenliegenden Erhöhungen. In der Mitte gehen 9, an den Enden 12 Kerben auf einen Wiener Zoll. Jede Kerbe trägt am oberen Rande drei rundliche Höcker, von denen der mittlere am stärksten ist. Zunächst des Kieles liegt jederseits ein gekörneltes Feld, das in der Mitte am breitesten ist und die größten der spitzen, zu unregelmäßigen Reihen verbundenen Körner zeigt. Sonst ist der Schulp glatt und weist nur stellenweise dem Rande parallele Streifung auf. Reste vom Weichkörper fehlen.

Von der beschriebenen ist die folgende vielleicht nur eine Jugendform. (Vgl. Fig. 49 a.)

Glyphiteuthis minor Fritsch 1872[1])
(loc. cit., p. 17, Taf. 16, Fig. 13).

Gefunden im gelben Baupläner bei Lipenec (Lipenz) unweit Laun. Länge 16 mm, Breite 12 mm. Löffelförmig, oben abgebrochen, anscheinend spitz zulaufend. Jederseits vom Mediankiel eine abgerundete Leiste. Die Körnelung von *G. ornata* fehlt. Auch beträgt die Länge der Conusfahne zwei Fünftel der Gesamtlänge, wobei zu beachten ist, daß das Vorderende fehlt.

Augenscheinlich handelt es sich um Trachyteuthis-artige Schulpe, die aber einen unverkennbaren Übergang zu den Beloteuthiden zeigen. Man könnte an eine Reihe *Trach. hastiformis, libanotica, Glyph. ornata, minor* denken. Doch sind ja alle diese Formen jünger als die Beloteuthiden, welche bereits im Lias aufblühen und direkt zu den rezenten Teuthoiden hinleiten.

M. Die Familie der *Beloteuthidae* Naef 1921.

(System p. 535.)

Hierher gehören eine Anzahl mit *Trachyteuthis* offenbar verwandter Schulpe, deren Ähnlichkeit mit den rezenten Kalmaren seit ihrem Bekanntwerden aufgefallen ist, so daß selbst d'Orbigny 1845 (1855) noch eine Art bei *Loligo* selbst unterbringt (p. 336), die übrigen wenigstens den „*Loligidae*" anreiht.

1) Fritsch, A., Cephalopoden der böhm. Kreideformation 1872 (unter Mitwirkung des U. Schlönbach).

Diagnose: Beloteuthiden sind plumpe Mesoteuthoiden, deren blattähnliche Schulpe, abgesehen von regelmäßiger Zuwachsstreifung, glatt, glänzend und nur wenig verkalkt waren, einen kräftigen Mediankiel zeigen und vorn in eine stumpfe, scharfe oder leicht ausgezogene Spitze auslaufen.

Als typische Art muß *Beloteuthis Bollensis* Zieten gelten. Verwandte sind aus dem Lias und aus der Kreide bekannt. Wir fassen sie unter demselben Gattungsnamen zusammen, da jede Grenze als künstlich erscheinen würde, soweit wohl beschriebene Typen in Frage kommen. Besonders häufig sind diese Schulpe im Lias ε von Schwaben.

Die Gattung *Beloteuthis*[1]) Münst. 1843.

Hierher gehört ein Teil der von Deslongchamps (1835) als *Teudopsis* bezeichneten Schulpe (vgl. p. 130), auf die Fischer (1887, p. 353) von neuem die korrigierte Bezeichnung *Teuthopsis* anwendet und zwar unter Einschluß von *Teuthopsis* Wagner (p. 147). *Teudopsis* gehört z. T. zu *Loliginites* Quenst. s. restr. und *Beloteuthis* ist als Gattungsname durch Münst. (1843, Taf. 5, Fig. 1) längst festgelegt (Fig. 53 b). Die Diagnose ist, solange besondere generische Unterscheidungen nicht getroffen werden, die der Familie.

Von den rezenten Kalmaren dürften sich die Beloteuthiden vor allem durch ihre Sepia-artige Plumpheit und Gedrungenheit unterschieden haben. (Doch gibt es viel schlankere Sepien und relativ fast ebenso kurze Loligo-arten, wie schon d'Orbigny 1845, (1855), p. 336 bemerkte, wo er an *Lolig obrevis* Blainv. erinnert.) Auffallenderweise fehlen bei diesen Schulpen fast immer die Tintenbeutel, sowie andere Weichteile; sie dürften sich besonders rasch und sauber von diesen gelöst haben oder erst nach Zerstörung derselben eingebettet worden sein.

Beloteuthis subcostata Münst. 1843.

Hierher: *Loligo* nov. sp. Quenstedt 1843, p. 254. *Beloteuthis subcostata* Münst. VI, 1843, Taf. 5, Fig. 2, Taf. 6, Fig. 2 (?). *B. substriata* (ibid. Taf. 5, Fig. 3). *B. fusiformis* (Ibid. MS.). *B. subcostata* d'Orb. 1846 (Pal. un. Taf. 16, Fig. 1—2, Pal. étr. Taf. 13, Fig. 1—2). *Loliginites subcostatus* Quenst. 1849, Taf. 32, Fig. 7,

1) Daß Zietens Abart von *Loligo Bollensis* auf Taf. 37, d. h. die erste bekannte *B.* ein besonderes Genus repräsentiere, war schon Quenstedt (1830, p. 163) aufgefallen.

8. — *L. giganteus* (ibid.: bis 50 cm lange Stücke!). *Beloteuthis subcostata* d'Orb. 1850 (I, p. 241). Hierher werden auch *B. substriata* Münst. (mit Recht), sowie *B. acuta* und *B. venusta* Münst. (mit Unrecht) gezogen (vgl. Münst. 1843, Taf. 6, Fig. 4 und 5 und Taf. 14, Fig. 2, sowie meine Fig. 54!). *Teudopsis Sismondae* Bellardi 1856 (vgl. Sismonda 1855, p. 1195). *Beloteuthis substriatus* Chenu (1859, p. 38, Fig. 103, *B. subcostatus*, ibid. Fig. 104, 106, 107). *B. subcostatu* Keferstein 1866 (p. 1443, Taf. 130, Fig. 9). *B. Leckensbyi* Tate und Blake 1876 (p. 314, Fig. 2, Taf. 4). *B. subcostata* Stromer v. R. 1907, p. 251, Fig. 322.

Diese Art (Fig. 53 a) erinnert lebhaft an Trachyteuthis, doch sind die Schulpe glatt und glänzend, insbesondere auf der Dorsalseite

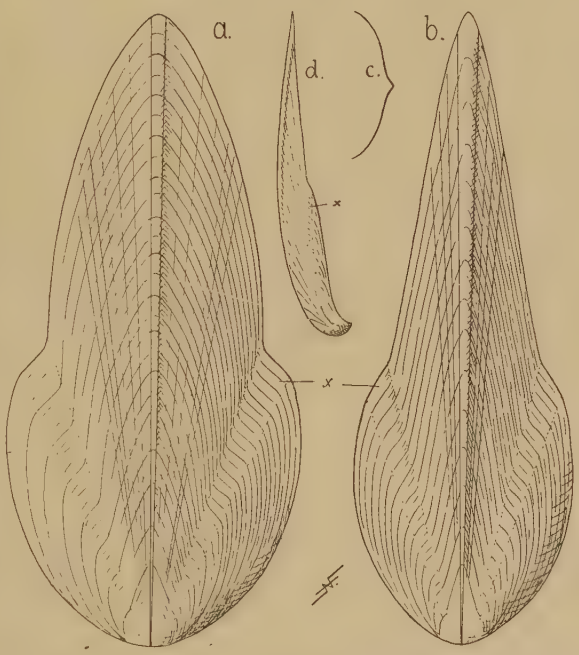


Fig. 53. Schulpe von *Beloteuthis* aus dem Lias ε von Schwaben. $^1/_2$ nat. Größe. Dorsalansicht.
a Beloteuthis subcostata Münst. 1843. (Nach dem Original zu Beitr. VI, Taf. 5, Fig. 2, in München, Schausammlung) aus Ohmden stammend. Größte Form. Schulp $^1/_2$ m lang werdend.
b Beloteuthis Bollensis (Zieten 1830, Taf. 37). (Nach Nr. 287 der Lehrsamml. in München, Orig. zu Münst. VI, Taf. 5, Fig. 1, „*B. ampullaris*"), vgl. Zittel 1885, p. 518, Fig. 712.
c Querschnitt durch ein im Stinkstein plastisch erhaltenes Stück in München (Münst. VI, Taf. 6, Fig. 1) aus Holzmaden stammend (vgl. Quenstedt 1849, Taf. 32, Fig. 15 u. Zittel 1921, p. 595).
d Seitenansicht nach ähnlichen Stücken rekonstruiert; Wölbung des Hinterendes nach einem Exemplar in Stuttgart aus Lias ε von Curcy (Calvados). $^1/_4$ n. Gr.
x bezeichnet die Seitenbogenstreifen.

und die Form ist breiter, vorn in einen Spitzbogen ausgezogen. Wie dort und bei Geoteuthis beobachtet man die Abgliederung eines medialen Teiles der Conusfahne zum „Seitenbogenstreifen" *(x)* durch eine Biegung der scharf gezeichneten Zuwachslinien. Vom hinteren Pol aus strahlen über diese hinweg feine Längslinien, welche insbesondere neben dem kräftigen Kiel den Bezirk der Mittelplatte auszeichnen. Die Zuwachslinien sind, wie bei den anderen Belo-

teuthiden regelmäßig, aber besonders scharf gezeichnet, in verhältnismäßig breiten Abständen, wie Wellen, hintereinander gestellt.

Diese Form wird groß, bis 50 cm (Quenst. 1858, p. 506) und findet sich im Lias ε Schwabens bei Ohmden, Holzmaden usw., sowie in England und Südfrankreich.

Beloteuthis Bollensis (Zieten 1830).

Loligo Bollensis (Schübler) Zieten 1830, p. 49, Taf. 37, Fig. 1 [1]). Vermeintlich ein „Nachtrag zu der Tab. XXV, Fig. 5, p. 34 gegebenen Abbildung." (Diese gehört zu *Belopeltis Aalensis!* s. d.) Die Figur ist durchaus charakteristisch (Umriß, Kiel!), doch sind die Zuwachslinien im vorderen Teil natürlich falsch. Sie laufen parallel dem Rand.

Hierher auch: *Teudopsis Bollensis* (Zieten) Voltz 1836, p. 6, 1840, p. 33. *Loligo Schübleri* Quenstedt 1843, p. 254. *Beloteuthis ampullaris* Münst. 1843, Taf. 5, Fig. 1, Taf. 6, Fig. 1. *Beloteuthis substriata* Münst. 1843, Taf. 6, Fig. 5 (?). *B. venusta* Münst. 1843, Taf. 14, Fig. 2 (vgl. p. 138). *Sepialites gracilis* Münst. 1843, Taf. 14, Fig. 5 (?). *Teudopsis ampullaris* d'Orb. 1845, Pal. un. p. 190, Taf. 11, Fig. 1—2. *Teudopsis ampullaris* d'Orb. 1845, Pal. étr. Taf. 8, Fig. 1—2. *Teudopsis Bollensis* d'Orb. 1845, Pal. un. Taf. 14, Fig. 3. *Teudopsis Bollensis* d'Orb. 1845, Pal. étr. Taf. 11, Fig. 3. *Loliginites Schübleri* Quenstedt 1849, p. 499, Taf. 32, Fig. 14, 15 (vgl. auch 1858, p. 243, Taf, 34, Fig. 9, sowie 1885, p. 505, Taf. 39, Fig. 4). *Beloteuthis ampullaris*, *Schübleri*, *Bollensis* Chenu 1859 (p. 38—39, Fig. 101, 102, 105). *Teudopsis cuspidata* Simpson 1855, p. 21. Ibid. Tate und Blake 1876, p. 314, Taf. 4, Fig. 3.

Diese Art ist noch häufiger [2]) als die vorige, wurde aber wegen der fortgeschrittenen Verschmälerung des Proostracums nachgestellt. Dasselbe ist nahezu gradlinig spitzwinklig begrenzt. Die Zuwachslinien und Längsstreifen sind weniger prägnant und dichter angeordnet. Bei einigen Stücken ist das Hinterende sehr schön in seiner plastischen Wölbung erhalten, nämlich dann, wenn das Einbettungsmaterial Stinkstein statt Tonschiefer ist. Danach läßt sich der Schulp vollkommen ergänzen (Fig. 53 d).

Die Art ist kleiner als die vorige Art, hat aber fast dieselbe Verbreitung. Die großen, gut erhaltenen Stücke sind, ergänzt, gegen 20 cm lang. (Vgl. auch Dawkins 1864 und unten p. 161.)

1) Über Schübler vergleiche: v. Alberti 1826: Über die schwäbischen Flözformationen der Gebirge des Königreiches Württemberg. Stuttgart.

2) Als Fundstellen kommen außer dem schwäb. Lias in Deutschland auch Hondelage bei Braunschweig und Scheede (am Mittellandkanal) in Betracht.

Wahrscheinlich ist mit *Beloteuthis Bollensis* identisch die folgende Art, die nur durch Ungenauigkeit der Originalfiguren und die willkürliche Ergänzung d'Orbignys, (1845, Taf. 20) ihre Sonderstellung behauptet hat:

Beloteuthis Bunellii Deslongchamps 1835.

Diese Form gehört nach Quenstedt (1885, p. 505) ebenfalls zum Lias ε, nicht zum braunen Jura, wie ursprünglich angegeben war. Originaldarstellung bei Deslongchamps (1835, p. 74, Taf. 3, Fig. 1—3) als *Teudopsis Bunellii* und *T. Caumontii* (p. 76, Taf. 3, Fig. 4—5). Die Identität der zweiten Art mit der ersten ist von d'Orbigny (1841, p. 19) festgestellt. Als Fundorte sind zu nennen: Courcy und Amayé-sur-Orne (Calvados, Frankreich). Gleichbedeutend mit *T. Bunellii* Desl. sind jedenfalls die gleichnamigen Citate bei Férussac u. d'Orbigny 1835 (Taf. 1), d'Orbigny 1842 (Pal. fr. jur., Taf. 1, p. 38), ibid. 1845 und 1855 (p. 360, Taf. 20), 1846 (Taf. 13, Pal. univ.), Chenu 1859, p. 38, Fig. 100; Keferstein 1866, p. 1442, Taf. 130, Fig. 1—2.

Die Betrachtung der Figuren (bei d'Orbigny 1845) ergibt Folgendes: Die sicher recht freie Rekonstruktion (Fig. 1 u. 2) zeigt zwar einen Schulp von ganz eigenartiger Beschaffenheit, was Umriß und Zuwachslinien anbetrifft. Man unterscheidet nämlich keine abgesetzten Seitenplatten von der Conusfahne, noch weniger Seitenbogenstreifen der letzteren, sondern einen höchst gleichmäßigen blattförmigen Verlauf der Ränder. Die realistischere Darstellung der Fig. 3 zeigt dagegen mehr den typischen Charakter der *Beloteuthiden,* indem durch Umbiegen der Zuwachslinien eine Conusfahne leicht abgesetzt wird. Freilich scheint dies nur undeutlich beobachtet zu sein. Im Naturalienkabinett zu Stuttgart fand ich aber einen Schulp mit dem Vermerk: „Im Stinkstein mit *Ammonites fimbricatus,* Lias ε Courcy (Calvados)". Dieses Stück stammt sicher aus der Hand Quenstedts und hat diesen bestimmt, *Teudopsis Bunellii* mit *Loliginites* Schübleri (unsrer *Beloteuthis Bollensis*) zu identifizieren (1849, p. 500). Jedenfalls hat Quenstedt festgestellt, daß alle Deslongchampsschen Schulpe nicht dem „grand oolithe" (braunen Jura) angehören, wie noch d'Orbigny meinte (1841, p. 19, 1850, 1852), sondern dem Lias ε und damit auch stratigraphisch mit denen des schwäbischen und fränkischen Jura aufs engste zusammengehören. (Vgl. darüber Quenstedt 1885, p. 505.) Tatsächlich zeigt das genannte Stück morphologisch fast völlige Über-

einstimmung mit *Beloteuthis Bollensis* und bringt vor allem das löffelartig gebogene Hinterende dieser Art sehr schön zur Darstellung. Die Originale Deslongchamps zeigen auch den Tintenbeutel erhalten, was bei *B. Bollensis* nur ausnahmsweise beobachtet wird. Daher ist auch die folgende, ohnehin verwandte Art in Betracht zu ziehen.

Beloteuthis acuta Münst. 1843.

Hierher die 1843, Beitr. 6, Taf. 6, Fig. 4 wohl gezeichnete Schulpform. Mit derselben ist „*Teudopsis piriformis*" Münst. (ibid. p. 58, Taf. 6, Fig. 3) sicher identisch, wie eine Nachprüfung der Originale in München ergab. Also auch *Loligo pyriformis* d'Orbigny (1845 (1855), p. 336 und 1846, Pal. univ. Taf. 12, Pal. étr. Taf. 10). Dieser hält die Form für nahe verwandt mit *Loligo brevis* Blv. von der brasilianischen Küste.

Bel. acuta Münst. führt d'Orb. unter *Bel. subcostata* (1845: Taf. 22, Fig. 1 — 1846: Pal. univ. Taf, 16, Fig. 3, Pal. étr. Taf. 13, Fig. 3). Das Stück ist, wie andere Figuren Münsters, mit dem Spiegel symmetrisch zur Natur gezeichnet, daher der Unterschied zu meiner Fig. 54. Vorkommen: Boll, oberstes Lias ε. Stücke in München und Berlin.

Diese Schulpform (p. 148) ist zwar den vorigen unbedingt anzuschließen, dürfte aber auch als besondere Gattung gelten. Kennzeichnend sind im allgemeinen die zarte Konsistenz, die sich auf den Kalkschieferplatten wie bei einem gepreßten Blatt ausnimmt, die Betonung der vom hinteren Pol ausstrahlenden Streifung, die Erhaltung des Tintenbeutels. Der Umriß gibt auch aber hier die eigentliche Kennzeichnung: Die Spitze vorn ist verlängert, scharf ausgezogen, wie bei Loligo (Fig. 58), der Übergang zum breiten Teil des Proostracums vollzieht sich darum mit geschwungener Linie, die Seitenstreifen zeigen sehr steil gestellte freie Ränder und Zuwachslinien *(ia—aa)*.

Problematische Formen.

Nicht feststellbar war mir die Zugehörigkeit von *Loligo affinis* und *longaevus* König 1825, Taf. 17, Fig. 202 und 203, da ich das Werk nicht erlangen konnte. Dasselbe gilt von *Ptiloteuthis foliata* (p. 150), die vielleicht hierher gehört. Auch die folgende Art kann nicht mit voller Sicherheit bei Beloteuthis untergebracht werden, doch möchte ich nicht ohne Not und tiefere Einsicht in natürliche Beziehungen eine neue Gattung dafür aufstellen:

Beloteuthis libanotica n. sp.

Hierher ein Schulp aus der unt. Kreide von Syrien im Besitz des Naturalienkabinetts zu Stuttgart, mit der Aufschrift: „*Geoteuthis*

libanotica O. Fraas, Sahel-Alma" (Fig. 54 b). Wie die Abbildung erkennen läßt, hat das Stück nichts mit Geoteuthis zu tun, auch nicht mit der (p. 134) zu Trachyteuthis gestellten Form, sondern ist ein der vorigen Art ähnlicher Beloteuthide, oder doch ein nahestehender Typ. Von *B. acuta* unterscheidet ihn die relativ derbe Konsistenz und der starke Kiel, bei geringer Größe. Zuwachsstreifen sind nicht deutlich und der freie Rand weist keine an Seitenstreifen oder Conusfahne erinnernden Differenzierungen auf. Vielleicht gehört der unvollkommen erhaltene Gladius auch zu einem besonderen Typus. Jedenfalls nähert ihn die kurze Vorderspitze des Proostracums mehr *Beloteuthis acuta* als *Palaeololigo*.

Doch ist zu bedenken, daß Übergänge zwischen dieser und der folgenden Familie sicher angenommen werden müssen, da wir uns hier auf der Entwicklungslinie der rezenten Teuthoiden befinden. Grenzbestimmungen sind daher willkürlich.

N. Die Familie der *Palaeololiginidae* Naef 1921.

Zu dieser Familie stelle ich Mesoteuthoiden, deren Schulpe sich an den von *Palaeololigo oblonga* (Fig. 55) anschließen.

Diagnose: Palaeololiginiden sind mäßig schlanke Mesoteuthoiden, deren durchaus Loligo-ähnliche Schulpe vorne in eine verlängerte, stielartige freie Rhachis auslaufen und hinten eine blattförmige Fahne, aus Conusfahne und Seitenplatten gebildet, mit löffelähnlichem Conus tragen.

Das Auffallende an diesem Schulp ist seine ausgesprochene Ähnlichkeit mit dem rezenten Kalmar-Gladius (Fig. 58). Dieselbe geht soweit, daß man sich fragen könnte, ob man es hier nicht schon mit einem engeren Angehörigen der rezenten Gruppe zu tun habe. Bei näherem Zusehen ist jedoch die Übereinstimmung mit den Beloteuthiden offensichtlicher, insbesondere der Anschluß an *Beloteuthis acuta*. (Man vgl. unten p. 148 und 154.)

Die Gattung *Palaeololigo* Naef 1921.

(System, p. 535.)

Hierher „*Teuthopsis*" *oblonga* Wagner 1860 (p. 50, Taf. 24, Fig. 2), sowie *T. princeps* (ibid. Fig. 2). Die Wagnerschen Stücke bilden, wie ich durch Nachuntersuchung fand, nur eine einzige Art, die den ersten Namen tragen muß (vgl. p. 130).

Palaeoligo oblonga Wagner (1860).

Wir haben das Bild des Schulps unter Verwertung weiterer Exemplare aus Solnhofen, Eichstädt und Daiting auf Fig. 55 sorgfältigst rekonstruiert und damit für die Morphologie dieser Gebilde überhaupt den Blick geschult. Man hat den bestimmten Eindruck, es sei dieser Schulp aus dem von *Beloteuthis acuta* durch Verlängerung der freien Rhachis hervorgegangen. Der Mediankiel er-

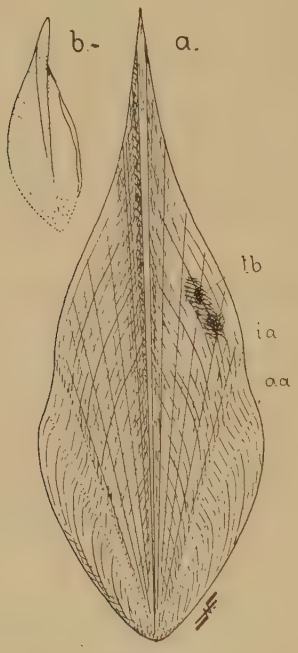


Fig. 54.

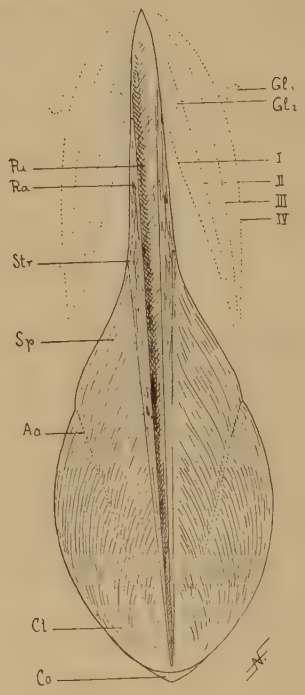


Fig. 55.

An rezente Typen angenäherte Mesoteuthoiden.

Fig. 54. *a Beloteuthis acuta* Münst. 1843 nach dem Originalstück in München (Studiensammlung) rekonstruiert. (Beitr. VI, Taf. 6, Fig. 4.) (Im oberen Lias ε, bei Boll gefunden.) *b B. libanotica* n. sp. (MS.: auf dem Originalstück in Stuttgart *Geot. libanotica* O. Fraas, Sahel-Alma), hinten ergänzt. Kreide von Syrien. Beide $^3/_4$ nat. Gr. *tb* Tintenbeutel, *aa* Seitenlinie, *ia* laterale Asymptote. Dazwischen „Seitenbogenstreifen".

Fig. 55. *Palaeololigo oblonga* (Wagner 1848) nach dem Originalstück in München (Schausammlung) (Wagner, Taf. 24, Fig. 2) rekostruiert. Man erkennt eine den Beloteuthiden sich offenbar eng anschließende Schulpform, die im Umriß zugleich als Typus der rezenten Metateuthoiden gelten könnte. — $^3/_5$ nat. Gr. — Lith. Schiefer von Daiting. Die punktierten Linien vorn tragen schematisch den Umriß des Proostracums verwandter Formen ein: *I Bel. acuta, II B. Bollensis, III B. subcostata, IV Belemnites* (bzw. *Trachyteuthis*). Dazu auch die entsprechende Lage der Stellarganglien (Gl_1 und Gl_2). *Ri* Kiel der Mittelplatte (Rhachis), *Ra* seitliche Grenze derselben (mediale Asymptote), *Str* längsstreifige Zone der Seitenplatte (*Sp*), *Aa* laterale Asymptote, *Ct* Conusfahne, *Co* Conus. (Vgl. Fig. 58!)

scheint etwas verbreitert, ist aber rechts und links von denselben längsgestreiften Zonen begleitet. Die Seitenplatten weisen denselben geschweiften Rand auf und setzen sich ganz gleichartig mit der Conusfahne in Verbindung, mit scharfem Randeinschnitt und ausgezeichneter lateraler Asymptote *(Aa)*. Auch der löffelförmige Conus muß, in Ansehung aller beobachteten Einzelheiten in derselben Weise ergänzt werden, d. h. als flach löffelartiges Gebilde. An den Fossilien ist er durch die ebene Ausbreitung der Schieferplatten auseinandergeplatzt, doch so, daß man die Wölbung rekonstruieren kann und zu der mitgeteilten Vorstellung gezwungen ist.

Bemerkenswert ist ein Unterschied: Die Seitenbogenstreifen sind nicht deutlich abgesetzt, sondern (wieder) in der Conusfahne aufgelöst.

Die bei den Mesoteuthoiden überhaupt angebahnte Metamorphose (p. 136) scheint hier ihre volle Auswirkung und damit eine Art Ziel zu erreichen, von dem aus dann, wie die Metateuthoiden zeigen, wieder zahlreiche Variationen möglich sind. Die anatomische Bedeutung des Typus ist an Hand der topographischen Korrelation zwischen Rhachis und Stellarganglien erläutert (Fig. 55), deren Lage bei Belemnoiden Gl_1 und Metateuthoiden eine sehr beträchtliche Abweichung zeigt. Natürlich folgt auch der Muskelmantel dem zurücktretenden Schalenrand und wir sehen hier wieder eine Verstärkung und Konzentrierung der neuromuskulösen, aktiven Systeme gegenüber dem passiven Apparat der Schale.

Der Schulp von *Palaeololigo oblonga* ist von ähnlicher Zartheit wie der von *Beloteuthis acuta*. Sein geologisches Vorkommen beschränkt sich auf den Malm ε der Solnhofener Schichten. Seine normale Größe beträgt etwa 15 cm. Doch sind auch (jüngere) kleinere Exemplare bekannt.

Problematische Formen aus dem Bereiche von *Palaeololigo* sind mehrfach zu nennen: Eine offenbar verwandte dürfte *Tusoteuthis* Logan (1898 p. 497, Taf. 110, Fig. 1) sein, über die ich nur die Angaben v. Bülows (1920, p. 262) kenne. Danach handelt es sich um einen ovalen Schulp mit Mediankiel und langer freier Rhachis. Die Originaldarstellung war mir nicht zugänglich.

Sehr fraglich:

Die Gattung ***Phylloteuthis*** Meek und Hayden 1860.

Hierher: *Phylloteuthis* Meek und Hayden 1860, 1864, genauer dargestellt erst 1876, p. 505, Taf. 33, Fig. 3. Vgl. Zittel 1885, p. 519 und Fischer 1887, p. 353. —

Es handelt sich um einen Eindruck im Kreidegestein, der an eine *Beloteuthis* erinnert und hypothetisch nach Art einer *Palaeololigo* ergänzt wird. Ein höchst dubioses Fossil, an dem bestimmtere Kennzeichen der Teuthoiden fehlen. Jedenfalls ist es kein Paläololigo-artiges Wesen. Denn die als Fahne gedeutete Partie zeigt jederseits eine feine Streifung, die ganz gerade verläuft, wie eine einfache Schraffierung. Die beiderseitigen Streifen bilden in der Mitte einen ganz schwach vorgezogenen Winkel. — Ebenso problematistisch ist:

Die Gattung ***Ptiloteuthis*** Gabb 1869.

Hierher *Pt. foliata* Gabb 1869, eine überhaupt nicht abgebildete Schulpform. Ich zitiere darüber Fischer 1887, p. 354: „Gladius subovalaire sans nervure centrale; surface portant des stries obliques, rayonnant en partie de la région antérieure, en partie du centre de la lame. Neocom von Californien. (Vgl. auch Zittel 1885, Bd. II, p. 519).

O. Die Familie der *Celaenidae* Naef 1921.

(System, p. 535.)

Der Charakter dieser neuen Familie ist ganz besonders eigenartig und ihre Sonderung darum völlig begründet. Man kann sogar zweifeln, ob es richtig ist, sie mit anderen Mesoteuthoiden zu vereinigen. Aber, von der Meinung ausgehend, daß die Ordnung mehr auf die Betonung der Zusammenhänge, als der Grenzen aufzubauen sei, wollen wir von einer schärferen Scheidung lieber absehen. (Cephalopoden, Bd. I, p. 47 und 147).

Diagnose: *Mesoteuthoidea* mit langgestieltem Gladius, bei denen der Conus nicht das Ende des Mantelsackes einnahm, sondern, wie bei einer Patella, auf den Rücken des Tieres verschoben war, während sein Ventralrand die Fahne nach hinten verlängern half. — Seit alter Zeit bekannt ist die folgende Gattung, welche, solange sie allein stand, besonders problematischen Charakter hatte. Neuerdings habe ich einen zweiten, davon beträchtlich verschiedenen Schulptypus ermittelt, welcher ebenfalls hierher gehört.

Die Gattung ***Celaeno***[1] Münst. 1842.

Hierher die Schulpe nach Art der *Celaeno scutellaris* Münst., Beitr. 5, Taf. 1, Fig. 1, p. 95—96.

1) *Κελαινώ*, der Harpyen.

a) Celaeno scutellaris Münst. 1842.

Dazu außer dem genannten Typus (loc. cit.) auch *C. arcuata* (ibid., Fig. 2). Beide Namen sind aufgenommen bei Quenstedt (1849, p. 522). Wagner (1860, p. 32) läßt mit Recht nur den ersten gelten. —

Diese Art (Fig. 56 b, c) ist robuster als die folgende und von derselben auch im Umriß stark verschieden. Ihre Schulpe sind meist seitlich eingebettet und geben dann das gezeichnete Profilbild. Wir unterscheiden daran die kräftige Rhachis, an die sich, wie an einen breiten, dicken Schaufelstiel, direkt die Seitenplatten anschließen, in mäßig stumpfem Winkel (ca. 120—130°) abbiegend. Ihr Rand geht mit einer stark ausgezogenen Seitenecke in die schildförmige, hinten stumpfspitzige Conusfahne über. Der Conus ist abgestumpft und in dem von den Seitenplatten gebildeten Teile von vorne her eingedrückt, so daß jederseits von der lateralen

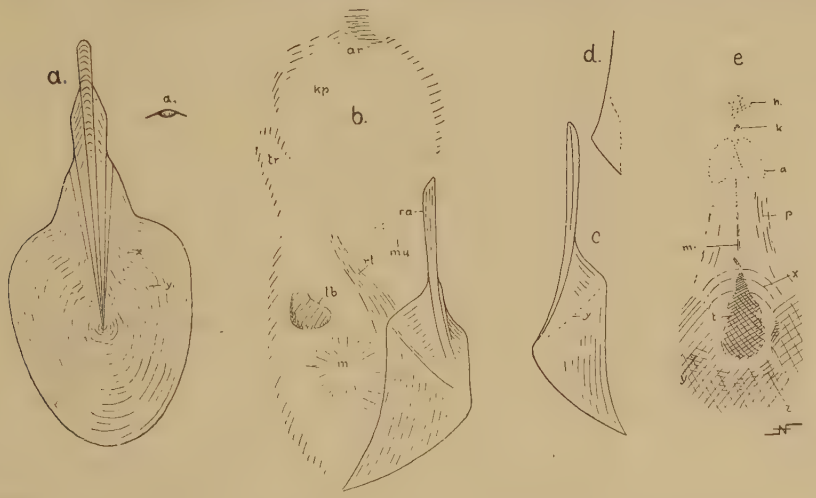


Fig. 56. *Celaeno conica* (*a*, *d*) und *scutellaris* (*b*, *c*).

a Dorsalansicht nach dem Originalstück in München (Wagner 1860, Taf. 24, Fig. 4—5). a_1 Querschnitt der Rhachis. Nat. Gr.

b Schale mit Tier, gepreßt, von der Seite. Aus dem lith. Schiefer von Blumenberg bei Eichstädt. Orig. in der Sammlung des Eichst. Lyceums. *ar* Armwurzel, *kp* Kopf, *tr* Trichter, *tb* Tintenbeutel, *m* Magen (die spiralige Streifung ist sehr deutlich, auch bei einem anderen Stück; man ist veranlaßt an einen verschluckten Ammoniten zu denken, denn eine entsprechende Struktur der Muskulatur im „Spiralmagen" dürfte doch kaum solch deutliche Erhaltung ermöglichen), *rt* Trichterretraktor, *mu* Mantelmuskulatur, *ra* Rhachis. $^1/_2$ nat. Gr.; ebenso *c* u. *d*.

c Schale in Seitenansicht, München (Studiensammlung).

d Profil eines plastisch erhaltenen Stückes, ebenda.

e *Acanthoteuthis problematica* (vgl. p. 183) aus dem lith. Schiefer von Daiting. Mit von der Spitze her zusammengedrücktem Phragmocon (*x*, *y*, *z*), darunterliegendem Tintenbeutel (*t*), Proostracum (*p*) mit Mittelrippe (*m*), Kopf mit Augen (*a*) und Kiefern (*k*), Armen mit Haken (*h*) (Fig. 68a).

Asymptote eine Kante gebildet wird. Über dieses deltoidförmige Vorderteil läuft die Rhachis, wie der First eines flachen Daches.

Von diesem Tier sind mir gut erhaltene Abdrücke des Weichkörpers bekannt geworden (Fig. 56 b). Sie zeigen natürlich ein äußerst plumpes Tier, das seitlich zusammengedrückt sein mochte, mit dickem Kopf und Mantelsack. Die Muskulatur der Armbasen, des Mantels und Trichters hat deutliche Spuren hinterlassen. Auch der Tintenbeutel ist erhalten. Von der Seitenecke strahlen kräftige Muskeln nach dem Trichter hin, die als dessen Retraktoren leicht zu deuten sind. An der Stelle des Magens findet man ein eigentümlich strahlig-spiraliges Gebilde, das vielleicht von einem gepreßten, tiefer liegenden Ammoniten und seinen Armrippen herrührt. Man könnte auch an ein verschlungenes Tier oder den Spiralmagen (Blinddarm) denken. Letztere Interpretation wäre bei der Zartheit ähnlich angeordneter Teile (Drüsenfalten) mehr suggestiv als begründet. Von Haken der Arme ist hier keine Spur, auch nicht bei ähnlichen Stücken. (Vgl. aber Fig. 56 e, *Acanthoteuthis problematica*).

b) Celaeno conica Wagner 1860.

Man vergleiche die Orignaldarstellung: Wagner 1860, p. 35, Taf. 24, Fig. 4 sowie Keferstein 1866, p. 1447, Taf. 130, Fig. 3—4 und meine *Acanthoteuthis problematica!* — Nachdem W. mit Recht die Münsterschen Typen (vgl. p. 151) zusammengelegt hatte, unterschied er diese neue Art als „*Celaeno conica*“ auf Grund eines freilich heterogenen Materials. Nach Ausscheidung unserer *Acanthoteuthis problematica* bleibt eine Form von Celaenidenschulpen übrig (Fig. 56 a, b), welche in der Tat ausgesprochen verschieden ist von *C. scutellaris*. Sie fällt schon in der Gesamterscheinung durch größere Zartheit auf, durch die breite Gestalt und durch eine meist dorsoventrale Einbettung, welche vielfach eine plastische Erhaltung ermöglicht hat, bei mäßiger Kompression. Die eigentliche Rhachis ist hier schmal und zart, mit bogenförmigen Zuwachslinien verziert. Die Seitenplatten zerfallen durch die vom Conus ausstrahlenden Längslinien in mehrere Teile: Ein schmaler Streifen reicht jederseits an der Rhachis entlang weit nach vorn, während der Rest zurückbleibt und auch dann noch mit sehr stumpfem Winkel von der Rhachis absteht. Wenn wir die Linie x als laterale Asymptote deuten, wird die Verbindung mit der breit ovalen Conusfahne durch eine einspringende Ecke, bzw. eine eingedrückte Radialfurche gebildet, im vollkommenen Gegensatz zu

der vorigen Art. [Vielleicht haben wir jedoch falsch homologisiert und die Linie *y* daselbst entspricht einer hier nicht ausgezeichneten, beim Punkte *y* vorbeiziehenden Radiallinie. Dann wäre der zwischenliegende Ausschnitt als Seitenstreifen (im Sinne der Fig. 53 x) aufzufassen, welcher bei *C. conica* der Conusfahne, bei *C. scutellaris* der Seitenplatte zugeteilt erschiene]. Jedenfalls ist die Verschiedenheit beider Arten sehr bedeutend. Sollte man die Aufstellung einer besonderen Gattung für nötig halten, so würde ich den Namen *Listroteuthis* vorschlagen (von λιστρον = Löffel).

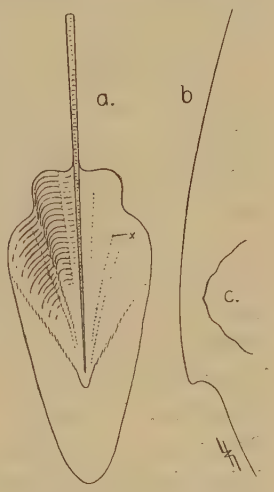


Fig. 57. *Celaenoteuthis incerta* n. g., n. sp. aus dem lith. Schiefer, nach einem in Berlin (Naturhist. Mus., Fischersche Sammlung) liegenden Stück unter Verwertung zahlreicher anderer (München, Eichstädt) ergänzt. $^1/_2$ nat. Gr. — *a* Dorsalansicht; *x* laterale Asymptote. *b* Profil (Längsschnitt). *c* Querschnitt, etwas hinter der mit *x* bezeichneten Stelle, vor dem Apex.

Die Gattung ***Celaenoteuthis*** nov. gen. mit einer neuen Art:

Celaenoteuthis incerta n. sp.

Wir bilden auf Fig. 57 einen Schulp ab, der offenbar an *Celaeno* anklingt und dessen Fragmente ich in der Münchener Studiensammlung auch zum Teil als solche (a_1 1·1) (b_2) bezeichnet fand. Es handelt sich um seltsam unbestimmte Reste, die man nach dem Bild des Ganzen leicht erkennt, nach denen aber dieses selbst kaum zu rekonstruieren war. Ein gutes Stück fand ich in der Sammlung des Lyceums zu Eichstädt als „*Ostracoteuthis superba* Zitt. (?)" bezeichnet. Das beste liegt in Berlin im naturhist. Museum und stammt aus der V. Fischerschen Sammlung (Platte und Gegenplatte). Es zeigt den Schulp zwar zerdrückt, aber immerhin plastisch und erlaubte, mit den Skizzen der anderen Exemplare zusammengehalten, eine vollkommene Rekonstruktion.

Wenn man die Profilansicht (*b*) betrachtet, versteht man die Art der Herleitung des Celaeniden-Typs aus gewöhnlichen Mesoteuthoiden. Der Muskelmantel scheint sich hinten erweitert und den Conusrand mit zum Umbiegen gebracht zu haben. Damit war die Möglichkeit gegeben, den ganzen Conus auf den Rücken zu schieben, während der Conusrand das Fortwachsen der Fahne

nach rückwärts erlaubte. Die vorliegende Celaenidenform dürfte der allgemeinen Norm näher als die anderen stehen. An sie schließt sich offenbar *C. conica* zunächst an, während *C. scutellaris* ein Extrem darstellt.

Die Gliederung des Proostracums ist nämlich eine ausgesprochen ähnliche, wie wir sie bei *C. conica* beobachteten: Die Seitenplatten zerfallen in mehrere Abschnitte, von denen allerdings der an die schmale Rhachis angelehnte nicht weiter nach vorn reicht, als der lateral folgende. Die Linie x betrachten wir wieder als die laterale Asymptote, an die sich hier noch ein deutlicher „Seitenbogenstreifen" anschließt. Die seitlich vorspringende stumpfe Ecke gehört sicher zur Conusfahne. Leichte Furchen, die vom Conus ausstrahlen, betonen diese Unterscheidungen und trennen auch den hinter der genannten Ecke liegenden Teil des Löffels vom Rest desselben. Er ist ganz besonders zart und stets zerfetzt durch die Pressung oder schon vor der Einbettung zerbrochen. Die vorderen Teile sind derber und durch wellenförmige, lose Zuwachsstreifen verziert, die leicht höckerig erscheinen und auch die kleinen Fragmente sofort erkennen lassen. — Als Fundorte sind Eichstädt und Solnhofen zu nennen.

P. Die rezenten *Metateuthoidea* Naef 1921 (Syst. p. 535) und ihre Beziehung zu den fossilen *Teuthoiden*.

Wir haben gesehen, daß schon innerhalb der *Mesoteuthoiden* (p. 148) Gestalten auftreten, die aufs lebhafteste an die rezente Verwandtschaft der Gattung *Loligo* Lam. erinnern. Man könnte sogar versucht sein, diese Ähnlichkeit zur Unterdrückung oder Verschiebung der geprägten systematischen Grenze zu benützen. Aber abgesehen davon, daß die Gattung *Palaeololigo,* mit den *Metateuthoiden* vereinigt, die *Beloteuthiden* und *Trachyteuthiden* mit sich ziehen müßte, und damit das einheitliche Gepräge der erweiterten Gruppe völlig zerstören würde, gibt es weitere Gründe, die rezenten und fossilen Gruppen hier auseinanderzuhalten, trotz augenscheinlicher Annäherung: Es verhält sich ja mit dem teuthoiden Typus überhaupt nicht, wie mit dem sepioiden, der durchaus eine Um- und Neuschöpfung darstellt. Die bloße Reduktion des Conus und ihre verschiedenen Phasen sind nicht so eklatant geprägte Zeichen engster Verwandtschaft, wie die allgemeinen Charaktere der Sepioidenschale. Im Einzelnen ist nicht zu verkennen, daß z. B. das Vorkommen eines tütenförmigen Conus und eines deut-

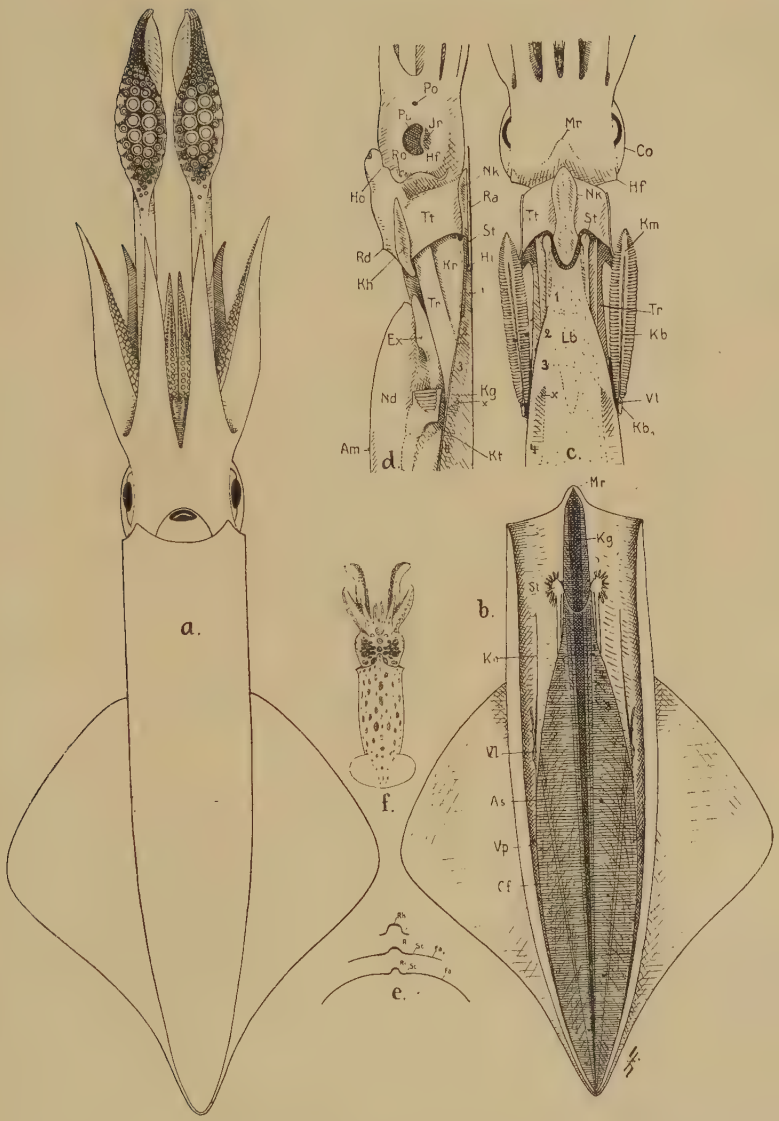


Fig. 58. Zur Morphologie von *Loligo vulgaris* Lam. (rezent).

a Ventralansicht eines reifen Weibchens aus dem Golf von Neapel; in halber Größe, lebend gezeichnet.

b Der frontal halbierte und ausgeräumte Mantelsack, der die Einfügung der Schale erkennen läßt. $^1/_2$ nat. Gr.; ebenso *c*, *d*, *e*. Fig. *f* in nat. Gr.

c Das Vorderteil des Rumpfes und Kopffußes, aus dem Präparat der vorigen Figur herausgelöst, in Dorsalansicht. Die Kiemen sind leicht gespreizt, sonst können die bei den Figuren so aufeinandergelegt werden, daß die Zahlen (*1*—*3*) aufeinander passen und die Kiemenbänder *Kb* sich an den Mantel fügen. Das Schalenepithel und (in der Zone 4)

lichen Rostrums bei den rezenten *Metateuthoiden* auch ihre direkte Anknüpfung an ältere (prototeuthoide) Formen als denkbar erscheinen läßt, so daß, phylogenetisch gesprochen, die Abstammung von den *Mesoteuthoiden* durchaus nicht eine so ganz gesicherte wissenschaftliche Auffassung darstellt. Ob die besonderen Eigentümlichkeiten des Weichkörpers, welche die Diagnose der rezenten *Teuthoiden* ausmachen, auch für die fossilen *Mesoteuthoiden* Geltung haben, ist erst recht unsicher und es würde durch Aufgabe der Unterscheidung darum auch die geltende Charakteristik der lebenden Kalmare gefährdet.

Diagnose: Die *Metateuthoiden* umfassen die rezenten *Teuthoiden*, bei denen der Gladius eine lange „freie Rachitis" aufweist, deren hintere Fortsetzung in der Regel von einer blattartigen Fahne begleitet ist, von der sich eine „Conusfahne" mehr oder weniger deutlich abhebt, — bei denen der Gladius, wenigstens in früher Jugend, am Ende einen tüten- bis löffelförmigen Conus trägt[1]), — bei denen die Buccaltaschen sehr tief sind und zusammen einen den Schlundkopf umgebendem Spaltraum darstellen, dessen sechs Fächer nur durch dünne Septen getrennt sind, oder in der Tiefe direkt zusammenstoßen[2]), — welche als „Dauerschwimmer" eine rein nektonische Lebensweise führen, — deren Eier bei der Ablage zu mindestens vier, meist in viel größerer Zahl zu geformten

der primäre Mantel findet sich bei der oberen Figur, wo man auch noch die unter den Mantel dringende Mantelhöhle (*x*) erkennt.

d Das Präparat der vorigen Figur von der Seite; der die Kragenhafte tragende vordere Abschnitt des primären Mantels (*Ra*) ist median abgeschnitten; sonst erkennt man die Fläche des Schalenepithels wieder im ganzen Umfang.

e Querschnitte durch den Gladius nach einem etwas größeren Stück. 1. in der Gegend der Nackenhafte (*Kg*); 2. zwischen Zone 2 und 3; 3. in der größten Breite der Fahne.

f Junger Loliginide (*Alloteuthis media* L.). *Po* Orbitalporus, *Pu* Pupille, *Ir* Irisklappe, *Ro* Riechorgan, *Hf* Halsquerfalte, *Hö* Höcker neben dem Trichter, *Nk* Nackenknorpel, *Ra* primärer Mantel im Bereich der Rhachis, *St* Stellarganglion, vom Mantel abgeschnitten, *Hi* hinterster Teil der dorsalen Mantelhöhle, *Tt* Trichtertasche, *Kh* Trichterhafte, *Rd* Hinterrand des Trichterrohres, *Kr* Kopffußretraktor, *Tr* Trichterretraktor, *Ex* Geschlechtsfortsatz (zur Eiablage), *Nd* Nidamentaldrüse, *Kg* Kiemenbasis, *Kt* offenes Hinterende der Kiemengrundtasche, *Am* Art. medialis pallii, *1—4* verschiedene Bezirke des primären Schalenepithels: *1* Insertionsstelle des dorsalen Kopffußretraktors, *2* des laleralen Kopffußretraktors, *3* des Trichterretraktors, *4* dem primären Mantel angehörig, unter den, bis zur Stelle *x*, die Mantelhöhle hineinreicht. — *Mr* dorsaler Mantelrand, bzw. dessen natürliche Lage, *Co* Cornea, *Km* Kieme, *Kb* Kiemenband, *Vl* Vena pall. lateralis, durch den hinteren Teil des Kiemenbandes (Kb_1) zum Mantel führend, *Kg* in *c* Kragenhafte, *As* Seitenbogenstreifen (laterale Asymptote), *Vp* Vena pall. post., *Cf* Conusfahne, *Rh* Rhachis, *Ri* Rippe daran, *Sc* Rand der verstärkten Mittelplatte, Fa_1 Seitenplatte, *Fa* Grenze zwischen Seitenplatte und Conusfahne.

1) Soweit könnte *Palaeololigo* eingeschlossen bleiben!

2) Vgl. Cephalopoden, Bd. I, p. 122.

Laichen vereinigt werden. (Bei leb. Sepioiden werden die Eier einzeln abgelegt: Fig. 38 c.)

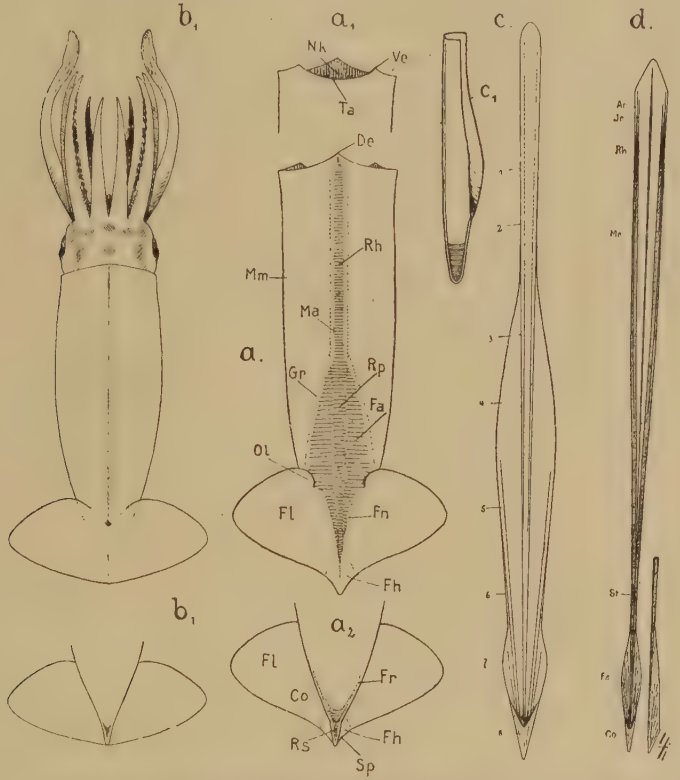


Fig. 59. Zur Morphologie und Topographie des Gladius bei den rezenten *Metateuthoidea.*

a Ideale Urform. Einfügung des Gladius in den Muskelmantel (*Mm*), dessen Ursprung (*Ma*) dem freien Rande (*Gr*) ringsum folgt. Beziehung der Fahne (*Fa*) zu den Flossen (*Fl*), *Fn* Flossenknorpel; *Fh* häutiger Teil, mit dem Rostrum und Conus verbunden; *Ol* Ohrläppchen), *Rp* Rhachisteil der Fahne, *Rh* freie Rhachis, *De* Dorsalecke des Mantelrandes, a_1 Ventralansicht des oberen, a_2 des unteren Endes vom Mantelsack. *Nk* Kragenhafte, *Ve* Ventralecke, *Ta* Trichterausschnitt, *Fr* freier Rand des hinteren Gladiusteils, *Co* Conus, *Rs* Rostrum, die Endspitze (*Sp*) des Mantelsackes stützend.

Junger *Gonatus Fabricii* (Licht.) aus Bergen, in dorsaler Ansicht, $^2/_1$ nat. Gr. Die muskulösen Teile (Muskelmantel, Flossen) sind über dem Gladius zusammengeschoben, so daß nur noch die Rhachis durch die Haut schimmert. b_1 Hinterende in Ventralansicht, mit durchschimmerndem Conus.

c Gladius derselben Form, $2^1/_2$ nat. Gr. — *1* freie Rhachis, *2* Seitenrippen derselben, *3* mediale Asymptote, *4* Seitenplatte, *5* Verstärkungsrippe derselben, *7* Conusfahne, *8* Conus. — Ventralansicht. c_1 Conus derselben Art mit phragmoconartiger Füllung nach Steenstrup 1881, Taf. 1, Fig. 7. $^2/_1$ nat. Gr.

d Gladius einer jungen *Sthenoteuthis Bartrami* (Les.) mit völlig verkümmerten Seitenplatten. $^1/_2$ nat. Gr. Ventralansicht und Seitenansicht des Hinterendes. *Ar*, *Ir* Doppelte Verstärkungsrippe der Rhachis (*Rh*). Nach hinten tritt als dritter Teil dieser Rippe die völlig verkümmerte Seitenplatte auf, *St* Stielteil, *Fa* Conusfahne, *Co* Conus.

Fig. 59 erläutert die besondere Morphologie und Topographie des Gladius der *Metateuthoidea* und gibt auch für die Rekonstruktion der Mesoteuthoiden die nötige Unterlage. Für die Entwicklung der rezenten Formen ist charakteristisch, daß der Muskelmantel seine Insertion, meist erst in postembryonaler Zeit, ganz allmählich auf die Außenseite des Schulps verschiebt und denselben endlich völlig einschließen kann (Fig. 7 e). Das ist immer ein sekundärer Zustand und diese Entwicklung kann auf allen Stadien (bei den einzelnen Arten) gehemmt erscheinen. (Vgl. insbesondere die Oegopsiden in den später erscheinenden Teilen der „Cephalopoden", Bd. I, Kap. 9!). Für uns sind wichtiger die primären Jugendzustände (vgl. Fig. 60 u. 61), welche als typisch anzusehen sind.

Auch der typische Conus, der den frühen Jugendstadien, mindestens den älteren Embryonen (Fig. 60) nirgends fehlt, kann sekundär reduziert erscheinen. Bei *Loligo vulgaris* z. B. und seinen näheren Verwandten wird es dem Unerfahrenen nicht gelingen, denselben durch Präparation nachzuweisen. Er ist nämlich vielfach von Anfang sehr klein und zart, und bleibt so ziemlich auf diesem Zustand stehen. Natürlich stellt er (bei der Kleinheit der Jugendformen) am erwachsenen Schulp dann nur ein verschwindendes Element dar. Umso wichtiger ist der ontogenetische Nachweis. Bei den Oegopsiden (Fig. 61 a) ist er auf den frühen postembryonalen Stadien in der Regel von maximaler (relativer) Entwicklung und wird so für unsere Auffassung von den korrelativen Beziehungen zwischen Kegelschale und Muskelmantel überhaupt wichtig (vgl. p. 22). Er braucht aber auch weiterhin am Wachstum nicht ganz gehemmt zu sein und so allmählich im Bilde zu verschwinden. Vielfach wächst er noch langsam bis zum erwachsenen Zustand und liefert so einen ansehnlichen Schalenteil (Fig. 59), der für viele Familien typisch ist. In diesem Falle behält er zum Muskelmantel die primären Beziehungen bei, d. h. sein freier Rand liefert dauernd die feste Unterlage für die Insertion desselben (Fig. 10, 39, 42 und 58). (Man vergleiche auch Cephalopoden, Bd. I, Taf. 4). Am Ende des Mantelsackes kann der kleine Schalenkegel so bei manchen großen Metateuthoiden gut ertastet werden, wenn er nicht direkt durchscheint, wie bei den zarten Jugendformen. Wo kein deutliches Rostrum vorhanden ist, pflegt ihm eine fleischige Endspitze aufgesetzt zu sein.

Bei einigen Familien scheinen auch problematische Reste eines einstigen Phragmocons aufzutreten. (Vgl. z. B. p. 104, sowie die

Ausführungen zu Fig. 78 u. 79). Jedenfalls ist die Einlagerung von Schalensubstanz in den Conus grundsätzlich mit der Bildung eines Phragmocons zu vergleichen und fast durchweg zu beobachten. Genauere Untersuchung fehlt. Doch hat schon Steenstrup (1881) bei *Gonatus* richtige Septen gefunden und ist darin von Hoyle 1889 bestätigt und ergänzt worden (Fig. 39 c u. 59 c_1). Freilich scheint die Einlagerung nicht aus reiner Schalensubstanz, sondern zum Teil aus knorpligem Gewebe zu bestehen, wie es im Bereich der Schulpe vielfach vorkommt. Auch fehlt anscheinend jede An-

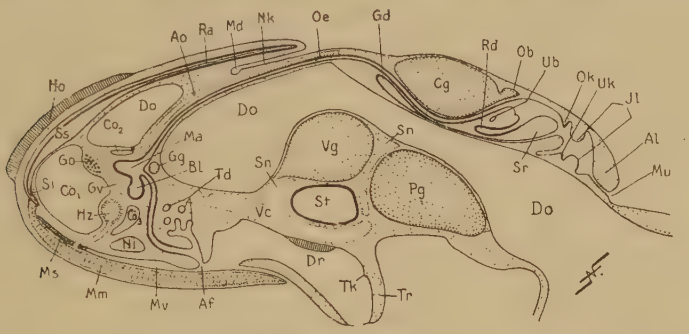


Fig. 60. Embryo von *Loligo vulgaris* in etwas schematisiertem Medianschnitt. $^{30}/_{1}$ nat. Gr. Man findet im Innern des Schalensackes (*Ss*) den zarten Gladius mit deutlichem Conus Auf dessen Innenseite ist als besonderer Zellhaufen (*Sz*) die Anlage eines Sipho zu erkennen, die bald verkümmert. *Ra* Rhachisteil des Gladius in einem dickwandigen engen Teil des Schalensackes.

Ho Hoylesches Organ, längs stehender Schenkel, *Ao* Aorta ant., *Md* dorsale Mantelhöhle mit der Nackenhafte (*Nk*), *Oe* Ösophagus, *Gd* Giftdrüse, *Cg* Cerebralganglion, *Rd* Radulatasche, *Ob* oberes Buccalganglion, *Ub* unteres Buccalganglion, *Ok* Oberkiefer, *Uk* Unterkiefer, *Il* Innen-, *Al* Außenlippe, *Mu* primärer Mund, *Do* Dotter, *Sr* Subradularorgan, *Pg* Pedalganglion, *Sn* Sinus (venös), *Vg* Visceralganglion, *St* Statocyste, *Vc* Vena cava, *Td* Tintendrüse, *Bl* Blinddarm, *Gg* Ganglion gastricum, *Ma* Magen, *Cö*$_1$, *Cö*$_2$, *Cö*$_3$ Cölomteile, *Go* Gonade, *Gv* Genitalvene, *Hz* Herz, *Ni* Niere, *Ms* Mantelseptum, *Mm* Muskelmantel, *Mv* Mantelhöhle, *Af* After, *Dr* Trichterdrüse, *Tk* Trichterklappe, *Tr* Trichterrohr, noch durch ein Hymen verschlossen.

deutung eines Sipho (vgl. Fig. 60) und ein strenger Vergleich mit einem Belemnoidenphragmocon scheint so nicht möglich. Doch fällt die Ähnlichkeit der Figur Steenstrups mit einem problematischen Fossil auf, das schon Knorr (Suppl., Taf. 4 f, Fig. 2) abbildet und Blainville (1827, Taf. 3, Fig. 14) sowohl als d'Orbigny (1846, Pal. univ., Taf. 77, Fig. 10—11, Pal. étr., Taf. 37, Fig. 10—11) wieder aufnahmen und als *Belemnites obtusus* bezeichneten. Vielleicht ist das nur ein zurechtgemachtes und irreleitendes Bild. Vielleicht kommt ihm aber doch reale Bedeutung zu. Jedenfalls muß man sich etwa so den Übergang eines richtigen

Phragmocons bei verkümmerndem Rostrum in ein bloße Conusfüllung, wie sie Fig. 59 x zeigt, vorstellen. [Vgl. die *Diploconidae (Amblybelus)* und Fig. 71 *v*].

Bei den meisten Metateuthoiden findet sekundär eine aus-

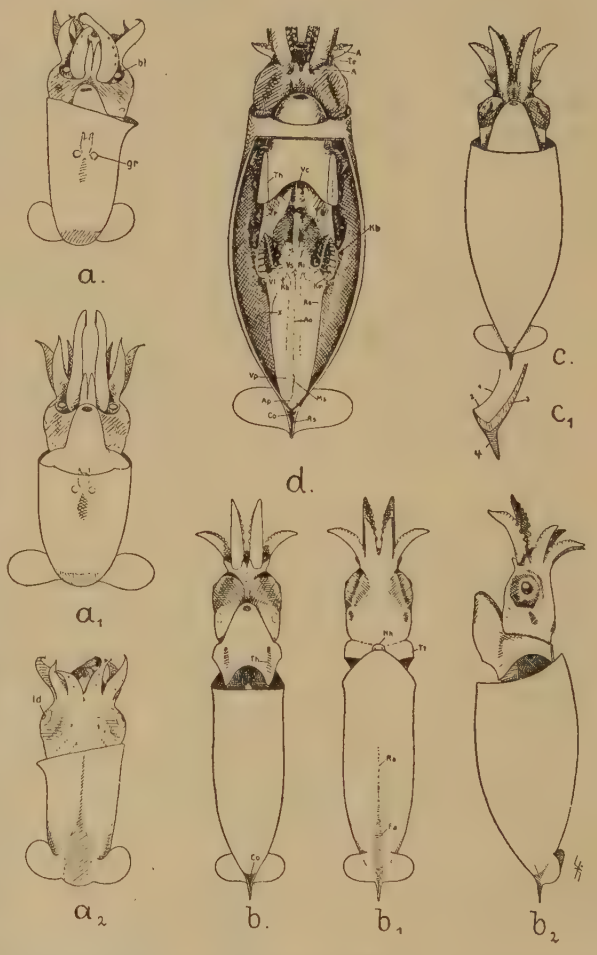


Fig. 61. Junge Teuthoiden aus dem Plankton des Golfes von Neapel (Oegopsiden-„Larven"). *a Pyroteuthis margaritifera*. $^{8}/_{1}$ nat. Gr. Ventralansicht nach dem konservierten Tierchen. *bl* blaues, *gr* grünes Leuchtorgan. a_1 Dasselbe, nach den Skizzen vom Lebenden restauriert. a_2 Dorsalansicht zu a. *ld* Lidöffnung. Man beachte den dunkel durchscheinenden Gladius mit dem löffelförmigen Conus, den Ansatz des Muskelmantels am freien Schalenrand und die Anfügung der Flossen auf der Conusfahne! *b* Junge *Onychoteuthis Banksi*. $^{10}/_{1}$ nat. Gr. Ventralansicht. Der Conus (*Co*) tritt schon stark zurück und zeigt ein deutliches, spitzes Rostrum. *Th* Trichterhafte; man beachte die zurückgebliebenen vier ventralen Armanlagen! b_1 Dorsalansicht dazu. b_2 Seitenansicht. Der Mantel ist geschrumpft, so die sonst bedeckten hint. Teile des Trichterapparates zeigend. *Tt* Trichtertaschen, *Nk* Nackenhafte. *c* Dieselbe Art, etwas älter. $^{10}/_{1}$ nat. Gr. c_1 das isolierte Hinterende der Schale, vergrößert, in Seitenansicht und optischem Längsschnitt. *1* Rand der Conusfahne, *2* Conusgrund, *3* Proostracum im Schnitt, *4* Rostrum. *d* Dieselbe Art, noch älter. $^{8}/_{1}$ nat. Gr. Der ventrale Teil des Muskelmantels ist herausgeschnitten.

A_3 lateroventraler, A_4 ventraler Arm, im Auswachsen begriffen, *Te* Tentakelarm, *Vc* Vena cava, *Th* Trichterhafte, *Tr* Trichterretraktor, *Tb* Tintenbeutel, *Kb* Kiemenband, *Ni* Nierenporus, *Vs* Venenanhang des rechten Hohlvenenschenkels, *Kh* Kiemenherz, *Vl* Vena pall. lateralis, *Km* Kiemenblättchen, *Rc* Insertion des Kiemenretraktors am Mantel, *Ao* Aorta post., *x* Linie, bis zu der typischerweise die Fahne des Gladius reichen sollte und bei verwandten Arten auch noch reicht, *Vp* Vena pall. post., *Ap* Art. pall. post., *Co* Conus, *Rs* Rostrum, *Ms* Mantelseptum.

giebige Verlängerung der Flossen statt, indem dieselben postembryonal längs der Mantelseiten nach vorn wachsen. Dabei müssen sie notwendig das Gebiet des Conus und der Conusfahne überschreiten und auf den Muskelmantel hinüberrücken. Auch dann, wenn dieser die Schale nicht in größerem Betrage umwächst, gerät so der Flossengrund samt seiner Gelenktasche (Fig. 59a) auf eine neue Unterlage, die weiterer Ausdehnung keine Grenzen mehr setzt, bis der vordere Mantelrand erreicht ist. Ein ähnlicher Prozeß hat sich offenbar, wie wir sahen, bei den Sepiiden (Fig. 31) abgespielt und ist auch für die konvergente Gattung *Trachyteuthis* (p. 139) nachgewiesen worden. Die einzelnen Arten der *Metateuthoidea* zeigen ihn auf den verschiedensten Stadien zwischen Ausgangssituation und möglichem Ziel gehemmt. Durch die Ausbildung des Ohrläppchens (Fig. 59a) am vorderen Flossenansatz ist übrigens sogar eine leichte Überholung des vorderen Mantelrandes möglich. *(Sepia).*

Solche Verlängerung der Flossen steht in Beziehung mit der Verstärkung und Erweiterung ihrer funktionellen Bedeutung. Während die kurzen seitlich-terminalen Anhänge, die sie primär (Fig. 42, 43 u. 61) dargestellt haben, und als Steuer, insbesondere als Höhensteuer in Frage kommen, oder die Drehung der Längsaxe verhüten (p. 35), werden die verlängerten Flossen durch ihre Wellenbewegungen zum aktiv treibenden Lokomotionsorgan. Natürlich bestehen auch funktionell alle Übergänge (vgl. Cephalopoden, Bd. I, Kap. 6—37).

Q. Rückblick auf den Werdegang der *Teuthoidea.*

Kalmarartige Schulpe fehlen noch ganz in der Trias[1]), sind dagegen aus dem Jura schon früh in größerer Mannigfaltigkeit bekannt. Sie treten zuerst im Lias ε mit zahlreichen Arten und mehreren Familien (p. 111, 122, 125, 132 und 141) auf, und zwar sind sie darin mit lauter altertümlichen, den *Belemniten* zum Teil noch nahestehenden Typen vertreten, von welchen sich einige ungezwungen in eine gegen *Loligo* hinführende Reihe bringen lassen.

1) Augenscheinlich sind unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet besonders fragmentarisch. Gladien sind nur in ganz bestimmten marinen Ablagerungen wohl erhalten und wesentliche Aufklärung verdanken wir darüber eigentlich nur den Kalk- und Tonschiefern. Auf Helgoland findet sich nach E. Stolley ein ähnliches, „Töck" genanntes Gestein, dessen Alter zweifelhaft ist. Vielleicht bringt es noch einige neue Gesichtspunkte. Schulpe dieser Herkunft soll das naturhistorische Museum in Hamburg bergen. Über ein unsicheres Fragment von *Belotheuthis* aus engl. Rhät vgl. Dawkins 1864.

Eine chronologisch zu verfolgende Stufenmäßigkeit kann dabei freilich nicht festgestellt werden. Im Malm ε treten bereits (p. 148) im engeren Sinn *Loligo*-ähnliche Schulpe auf, wie sie sich auch in der oberen Kreide (Senon) weiter nachweisen lassen *(Palaeololiginidae)*. Im Dogger und Tertiär fehlen uns anscheinend zur Erhaltung der gleichen Typen geeignete Meeresablagerungen; überhaupt ist offenbar nur ein sehr kleiner Bruchteil der ausgestorbenen Arten auf uns gekommen. Die bekannten Formen können daher nur als Wegzeichen, nicht aber als Träger einer fortlaufenden Geschichte betrachtet werden. Als solche sind sie immerhin von hohem Interesse, da sie wenigstens in großen Linien die Verbindung zwischen den heute herrschenden Decapodenformen (Kalmaren) und den vorwiegenden des Mesozoikums (Belemnoiden) herstellen. Wir wollen versuchen, diese Verknüpfung durch eine Reihe wirklicher Arten zu veranschaulichen, ohne doch zu behaupten, daß es sich dabei um eine Stammreihe handle: 1. In der oberen Trias treten Aulacoceratiden mit reduziertem Phragmoconus auf: *Calliconites Dieneri* (s. d.). 2. Im Lias ε treffen wir auf Prototeuthoiden wie *Geoteuthis simplex* (p. 123). 3. An dieselbe schließen sich die gleichzeitigen *Beloteuthis subcostata* und 4. *B. Bollensis* (p. 143) noch ziemlich an, eine Folge enger verwandter Arten eröffnend, die sich 5. in der sicher etwas jüngeren *B. acuta* (p. 146) und 6. der *Palaeololigo oblonga* (p. 148) fortsetzt. Die Übereinstimmung der letzten Form mit rezenten Schulpen ist auffallend und wurde schon oben (p. 156) erläutert.

Wenn wir nun fragen, ob auch diese Metamorphose einem allgemeinen Gesichtspunkt unterworfen werden kann, so muß man dies in Anknüpfung an die frühere Beleuchtung (p. 95—96) der Sepioidenentwicklung bejahen: Die Schalenreduktion, die wir hier paläontologisch fortlaufend verfolgen können und innerhalb der rezenten Gruppen divergierend fortgesetzt sehen, bedeutet nicht nur den richtungslosen Zerfall einer älteren Gestaltung, sondern zugleich eine (durch Überschuß von Energie ermöglichte) Steigerung des Aktionsradius unter Zunahme des Muskelmantels. Das Tier entledigt sich schrittweise eines schwerfälligen und anspruchsvollen hydrostratischen und protektiven Apparates passiver Natur, um sich, sozusagen im bewährten Vertrauen auf seine aktiven und willkürlich zu handhabenden Waffen und Werkzeuge, dem Kampf ums Dasein als tätiges Individuum gegenüberzustellen. Wir sehen darin eine Fortsetzung der Um-

gestaltungen, die (p. 24) den Tetrabranchiaten zum Dibranchiaten gemacht haben. Voraussetzung beider Steigerungen ist die höhere Ausbildung der muskulösen, nervösen und sensorischen Hilfsmittel, deren unausgeschöpfte Möglichkeiten neue Wege eröffnet haben. Alte Notwendigkeiten sind durch sie zum überwundenen Standpunkt geworden. Man hat so den Eindruck, als ob eine Erhöhung der Lebensintensität durch Befreiung vom Stereotypen und Verzicht auf passive Sicherungen der „Sinn" dieser Entwicklung sei, ein Gesichtspunkt, der für alle „aufsteigenden Reihen" gilt. Wir werden an anderer Stelle versuchen, derartiges Fortschreiten Stufe um Stufe zu analysieren und biologische Schlußfolgerungeu daraus zu ziehen. Hier kann es sich nur um die Darstellung der Tatsachen, ihres systematischen Zusammenhangs und allgemeinste Beleuchtung handeln.

IV. Teil:

Die *Belemnoidea* oder Belemniten-artigen Tintenfische.

Inhalt: A Vorbemerkung und Diagnose (p. 165). B. Über den typischen Bau der Belemnoiden (p. 165). a) Bau der Schale (p. 167). b) Materialien zur Rekonstruktion des Weichkörpers (p. 176). Die Gattung Acanthoteuthis (p. 177). Die Gattung Belemnoteuthis (p. 185). c) Allgemeines über die Armbewaffnung (p. 187). d) Über die Stellung der Schalen im Weichkörper des Tieres (p. 189). C. Über die Leistung der typischen Belemnoidenschulpe und die Lebensweise ihrer Träger (191). D. Die Fam. der Belemnitidae (p. 193). E. Die Fam. der Phragmoteuthidae (p. 260). F. Die Fam. der Aulacoceratidae (p. 262). G. Die Fam. der Xiphoteuthidae (p. 274). H. Die Fam. der Belemnoteuthidae (p. 276). I. Die Fam. der Diploconidae (p. 278). K. Die Fam. der Vasseuriidae (p. 280). L. Rückblick (p. 281).

A. Vorbemerkung.

Über belemnoide Cephalopoden existiert eine reiche Literatur und man sollte glauben, daß die Vorstellungen über diese Gruppe bereits hinlänglich geklärt seien. Bei näherem Zusehen erweist es sich freilich auch hier, daß die zoologischen Betrachter keine ausreichenden paläontologischen Kenntnisse besaßen und umgekehrt. Überhaupt waren bisher weder die lebenden noch die fossilen Vergleichsformen aus der Gruppe der Sepioiden und Teuthoiden systematisch-morphologisch soweit durchgearbeitet, daß ihre Kenntnis für die Rekonstruktion belemnoider Reste ausreichte. Darum muß hier festgestellt werden, daß voll begründete Wiederherstellungen belemnoider Tiere bis heute nicht gegeben wurden. Auch die neuesten, von O. Abel 1916 durchgeführten, beruhen nicht auf genügenden methodischen und sachlichen Grundlagen, wenn auch zum Teil ein bemerkenswerter Grad von geschultem Naturgefühl darin zu erkennen ist und der ernstliche Versuch vorausgeht, in das morphologische und ethologische Wesen der ganzen

Gruppe einzudringen (p. 7). Das systematisch-morphologische Rüstzeug, das ich mir selber in 6 Jahren erarbeitet habe, kann eben unmöglich entbehrt werden, ebensowenig die eigene lebendige Anschauung. Auch der umsichtigste Bearbeiter wird auf einem Gebiet, das ihm nicht naturhaft vertraut ist, irregeleitet durch Abbildungen und Literaturangaben; insbesondere sind über die weniger planmäßig dargestellten wirbellosen Tiere unzählige schiefe und falsche Vorstellungen verbreitet, die für eine synthetische Behandlung, wie die durch Abel versuchte, sehr gefährlich werden.

Durch Analogieschlüsse auf Grund von Ähnlichkeiten im Habitus, oder gar nur in der Form des Hinterendes kann keine rekonstruktive Paläomorphologie oder -Ethologie aufgebaut werden. Eine teilweise atypische, wenn auch auffallende Übereinstimmung kann mit schärfsten Gegensätzen vereint auftreten und umgekehrt. Es ist mir z. B. nicht verständlich, wie man einer Chirothauma (Abel 1916, p. 173), d. h. einem nekto-planktonischen, zart-gallertigen Decapoden, die kalkige Schale eines noch dazu schwerrostrigen Belemniten einfügen kann, ja sogar die häutigen Nebenflossen und andere Details dieser extravaganten, durchaus atypischen Form auf das so „rekonstruierte" Wesen übertragen (Fig. 78 u. 80). Der Körper einer kräftigeren *Alloteuthis* (Fig. 74) erlaubt eine solche Verwertung schon eher (Fig. 80 a), ebenso der von *Stenoteuthis* (Fig. 80 c). Doch ist diese Art der Behandlung überhaupt anzufechten. (Unser Prinzip haben wir auf p. 7 ausgedrückt).

Diagnose: *Belemnoidea* sind fossile Decapoden mit wohl ausgebildetem gestrecktem Phragmoconus am Ende des Mantelsackes, — die, soweit bekannt, auf allen Armen, oder doch einem Teil derselben, die Saugnäpfe zu Haken umbildeten. — Vermutlich wird sich einst herausstellen, daß die ältesten Belemnoiden zeitlebens normale Saugnäpfe beibehielten; zur Zeit kennen wir ihre Armbewaffnung nicht; nur die Haken jüngerer Typen sind bekannt.

B. Über den typischen Bau der belemnoiden Tintenfische.

Unsere Vorstellungen vom typischen Bau eines Belemnoiden veranschaulicht Fig. 62 d. Obwohl dieselbe eine morphologische Konstruktion darstellt, kommt sie doch allen wohl erhaltenen Versteinerungen und Abdrücken solcher Tiere so nahe, daß über das allgemeine Bild des Ganzen keine lebhaften Zweifel bestehen

können. Im Einzelnen werden wir unsere Auffassung genauer zu begründen versuchen.

a) Der Bau der Schale.

Vollständige belemnoide Schalen sind leider niemals gefunden worden und es hat daher sehr mühsamer Untersuchung bedurft, um über den Bau derselben ins klare zu kommen. Und wenn auch unsere heutigen Vorstellungen in allgemeinen Zügen als richtig gelten müssen, da sie eine große Mannigfaltigkeit von Tatsachen eindeutig auffassen lehren, so bedürfen sie doch in wesentlichen Teilen immer noch der Erläuterung und Ergänzung.

Seit alter Zeit sind die Phragmocone (p. 15) bekannt und mit denen der älteren Nautiloiden (Orthoceren) nicht nur richtig verglichen, sondern auch öfter verwechselt und vermengt worden. Das ist leicht zu verstehen, wenn man feststellt, daß sie wesentliche Besonderheiten nicht aufweisen und häufig von den spezifisch gebildeten anderen Schalenteilen getrennt vorkommen. Ihre allgemeine Form ist, wie bei den Orthoceren, schwankend. Der Querschnitt kann kreisrund oder oval erscheinen und im letzteren Fall der kleinere Durchmesser je nach den Arten sowohl dorsoventral als quergestellt sein. Auch der Öffnungswinkel zeigt weite Schwankungen: Die schlanksten Phragmocone zeigen etwa 5^0, die gedrungensten 30^0. Die Gesamtlänge der bekannten wohl erhaltenen Kegel beträgt zwischen 1 cm und etwa 40, der Durchmesser der Anfangskammer $^1/_4$—1 mm. In der Regel sind die Phragmocone deutlich, wenn auch nur sehr schwach gekrümmt und zwar so, daß der Sipho, der immer randständig ist, wie bei den Sepioiden (Teil II, p. 45) die konkave Seite einnimmt. Dieselbe ist also zugleich die ventrale, wie bei den Sepioiden, was meist aus der Schalenform direkt hervorgeht und bei den Belemnoiden aus der Lage des Proostracums (Fig. 71) erschlossen werden kann.

Vielfach findet sich als Umhüllung der Phragmocone noch eine typische Conotheka erhalten (p. 15). Sie zeigt die normalen beiden Schichten, die auch in der feineren Struktur, soweit bekannt, nicht von denen der gewöhnlichen Orthoceren abweichen; freilich fällt meist sofort ihre große Zartheit auf. Dazu kommt das Fehlen gröberer äußerer Skulptur: Das Ostracum ist stets ziemlich glatt und weist nur ganz feine Linien (Furchen oder Leisten) auf. Dieselben zerfallen in zwei Gruppen. Die einen laufen längs und konvergieren auch hier (vgl. Fig. 41, 45, 47, 51) gegen die Spitze des Kegels, die

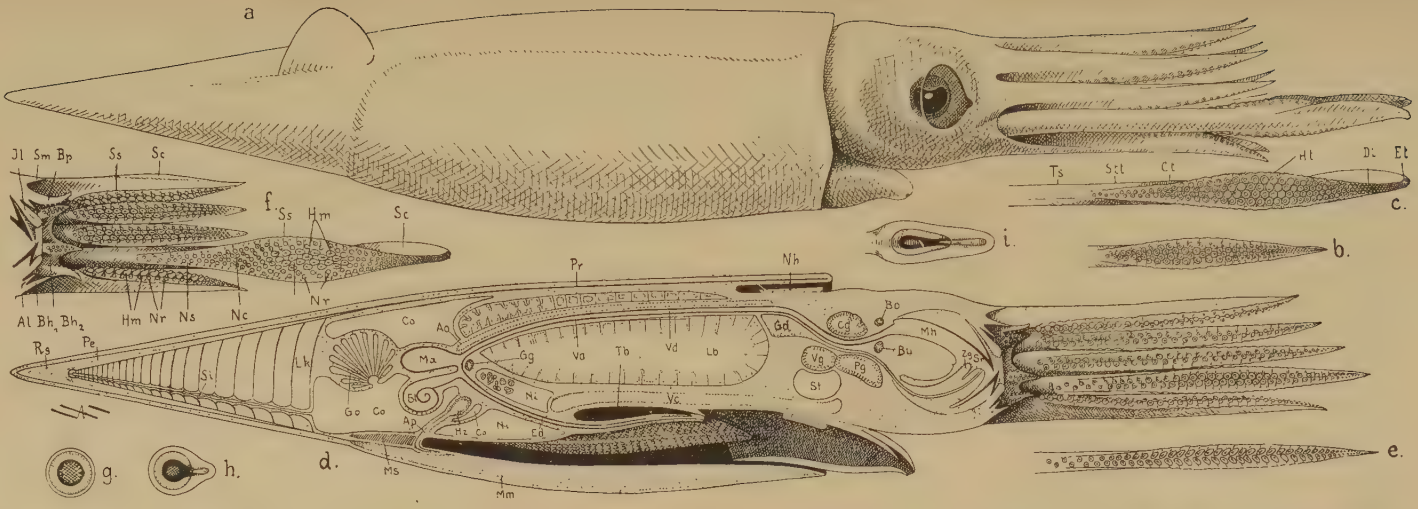


Fig. 62. Typus der zehnfüßigen Tintenfische (*Protodecapus*) in Seitenansicht (*a*) und Halbschnitt (*b*). Die Figur versucht, alle Organisationsmerkmale, die innerhalb der Decapoden auf Grund systematisch-morphologischer Durcharbeitung als typisch erkannt sind, zu einem lebendigen Gesamtbild zu vereinigen und drückt damit zugleich unsere Vorstellungen von der Beschaffenheit der Stammform aus. Dies geschieht hier in stufenweiser Annäherung. Denn da wir die fossilen Arten nicht so vollständig kennen wie die lebenden, wissen wir nicht genau, wie weit die späteste allen gemeinsame Stammform in der Entwicklung des Armapparates auf dem an sich bekannten Wege fortgeschritten war. *d*, *a*—*b*—*c*, *f* stellen drei Stufen desselben dar, von denen die erste vielleicht als zu allgemein, bzw. zu weit zurückliegend anzusehen ist, während die letzte wahrscheinlich eine Spezialisierung zeigt, die nur einem Teil der Decapoden zukommt, bei den übrigen aber als prospektive Möglichkeit für die morphologische Betrachtung Wert hat. Die Umbildung eines Teiles der (großen) Näpfe in Haken *(e)* könnte schon bei *d* eingesetzt werden. Diese gäbe dann die gewöhnlichen Verhältnisse bei Belemnoiden wieder, welche bisher allein beobachtet wurden (p. 165). Freilich wissen wir über die nicht zu Haken umgebildeten Näpfe (p. 29, 184) bei diesen gar nichts. Unveränderte Näpfe *(g)* sind sicher am Anfang und Ende jedes Armes anzunehmen, vielleicht auch als begleitende Außenreihen *(f)*.

a Seitenansicht eines spezialisierten Decapoden, wie er zum Ausgangspunkt der Teuthoiden und Sepioiden angenommen werden muß. Die Tentakelarme (*c*) sind bereits stark differenziert, die Näpfe auch auf den Armen (*b*) vierreihig angelegt; Haken fehlen.

d Halbschnitt einer allgemeinsten Decapodenform mit fast undifferenzierten Tentakelarmen und zweireihig angeordneten Näpfen auf allen Fangarmen. Bei *e* sind dieselben teilweise in Haken verwandelt, was für alle oder nur einen Teil der Arme gelten kann. (Vgl. Fig. 90.)

f Halbschnitt vom Kopffuß eines hochdifferenzierten, Gonatus-artigen Decapoden, bei dem die Umbildung der Näpfe zu Haken bei vier- oder achtreihiger Anordnung bloß auf den Mittelreihen erfolgt. Es könnte auch hier eine geringere Spezialisierung der Tentakel nach Art von Fig. *e* angenommen werden. *h* Hakennapf; *i* großer Haken. Diese Figur bedeutet eine Verbesserung der in Cephalop. Bd. 1, p. 110 enthaltenen!

anderen sind gebogen und verlaufen in komplizierter Weise, doch so, daß jede einzelne Linie sich rings um den Kegel erstreckt und sich einer vorangehenden und nachfolgenden dicht anschließt. Dies sind die Zuwachslinien. Sie sind in voller Deutlichkeit nur an der äußeren Schicht der Conothek zu sehen (Ostracum), können aber auch auf dem Hypostracum abgedrückt sein, sowie, oft etwas stärker, auf dem Periostracum.

Die Zuwachslinien haben für die Auffassung der belemnoiden Schalen große Bedeutung, weil aus ihnen die Form des freien Schalenrandes, insbesondere des Proostracums hervorgeht. Buckland scheint (1829) der Erste gewesen zu sein, der die Existenz einer dorsalen Fortsetzung der Schalenwand an der Stelle des Rostrums vermutete. Agassiz glaubte eine solche sogar mit Sicherheit zu beobachten bei Stücken aus der Sammlung einer Miß Philpott (p. 177. vgl. Buckland 1836, Taf. 44', reproduziert bei Phillips 1867, Taf. 8, Fig. 18). Doch ist offenbar ein wohl erhaltenes Proostracum bei demselben gar nicht vorhanden, sondern höchstens einige dürftige Reste davon[1]). Voltz wies dann bei Belemniten (1830) auf Grund des Studiums der Zuwachslinien der Conothek (Fig. 72, 73) nach, daß eine zungenartige Verlängerung des Schalenrandes auf der Dorsalseite anzunehmen sei. Damit war mit der Einsicht die Gelegenheit zu einer langen Reihe von Verwechslungen gegeben. Denn die anzunehmenden Proostraca von Belemnoiden zeigen unverkennbare Ähnlichkeit mit den durch Münster (1828) als „*Onychoteuthis prisca*" bekannt gewordenen Schulpen von Prototeuthoiden (p. 108), insbesondere *Belopeltis Aalensis* aus demLias, die Zieten (1830) als „*Loligo Aalensis* und *L. Bollensis*" beschrieben und abgebildet hatte (Fig. 47). So stellte denn Agassiz (1835) „*Onychoteuthis prisca*" zu *Belemnites ovalis*[2]) und

1) Es handelt sich um einen zerbrochenen Phragmocon, in dessen Inneres der Tintenbeutel geraten ist und an dessen Ende ein paxilloses Belemnitenrostrum (*B. ovalis*) steckt. Was für das Proostracum gehalten wurde, ist wohl ausschließlich die Conothek. Man hatte damals keine richtige Vorstellung von der relativen Größe des Kegels. Dabei hatte Münster schon 1830 (Taf. 1, Fig. 15), freilich ohne Verständnis, Phragmocone mit Abdruck des Proostracums von *B. semisulcatus* abgebildet, die auch von Buckland (1836, Taf. 44') (vgl. Boué 1832) reproduziert wurden. Freilich war deren Bestimmung unsicher. Sie gehören zu *Acanthoteuthis speciosa* (Fig. 91), die vielleicht ihrerseits mit *B. semisulcatus* identisch ist (vgl. Fig. 90). (?)

2) Agassiz 1835, Jahrb. p. 168, schreibt: „Meine Reise nach England hat mir wichtige Aufschlüsse über die Organisation der Belemniten verschafft. Ich habe neulich mit Sicherheit ausgemittelt, daß die sogenannte *Onychoteuthis prisca* mit den

nannte das so kombinierte Tier „*Belemnosepia*". Buckland hatte sich mit Agassiz mündlich darüber geeinigt, unterschied aber doch weiterhin (1836) wohl zwischen dem rekonstruierten Träger des Belemniten samt Proostracum und den „*Loligo*"- oder „*Sepioteuthis*"-Schulpen[1]), d. h. unseren Prototeuthoiden (Taf. 28—30), worüber sich A. dann bitter beklagte (Übers. von Buckland 1838, siehe die Erklärung zu Taf. 44'). Voltz dagegen hatte zwar, wie Agassiz, sehr richtig erkannt (1836, p. 323), daß die *Loligo*-Schulpe das Homologon der Proostraca von Belemniten darstellen, machte aber (1836) auch die Verwechslung mit, obwohl ihm (p. 325) die unvollkommene Übereinstimmung der Zuwachslinien aufgefallen war. Er sah dieselbe als eine im Lauf des Wachstums eintretende Veränderung an und verfuhr weiterhin in seinen Konstruktionen danach (vgl. p. 109). Der Zusammenhang von *Belopeltis Aalensis* mit dem Phragmocon der Belemniten wurde nämlich erzwungen, indem V. die eigentümlichen Linien des ersteren nach rückwärts abänderte, so daß sie in die der Belemnitenconotheka übergehen. Damit war er seinem eigenen Rekonstruktionsprinzip untreu (Fig. 72) und forderte den Widerspruch Quenstedts heraus, welcher schon 1839 bewiesen hatte, daß „*Loligo Bollensis* kein Belemnitenorgan" sei. Dieser hielt freilich zuerst das meist abgerundete Hinterende der fossilen Prototeuthoidenschulpe für das natürliche, indem er die Notwendigkeit, bei denselben (vgl. q. 108) einen Conus anzunehmen, noch übersah. So konnte Voltz (1840) seine Ansicht neuerdings bestätigen. Denn er erkannte, daß die nun „*Belopeltis*" genannten Schulpe hinten stets unvollständig sind. Wenn man sie, auf Grund der Zuwachslinien, vervollständigen will, wird man vielfach geradezu zu der Vorstellung gezwungen, daß hinten eine kegelförmige Tüte

Tintensäcken, wie sie bei v. Zieten (als *Loligo*, Taf. XXV) abgebildet worden, nichts als die vordere Verlängerung eines Belemniten, und zwar des *B. ovalis* ist, wie ein zu Lyme-Regis in Gesellschaft von 35 neuen Arten Fischen aus dem Lias in der Sammlung der Miß E. Philpot beobachtetes, völlig unversehrtes Exemplar ohne allen Bruch zeigt. Die Belemniten haben daher vorn als Alveolen-Verlängerung die Platte von *Onychoteuthis* und im Innern den Tintenbeutel von Sepia. Die Belemniten unterscheiden sich daher von den Sepien hauptsächlich nur durch die auffallend größere Entwicklung des Spitzchens am oberen Rande des sogenannten Sepia-Knochen! Wenn die Genera auf diese Weise zusammenfallen, wie wird es mit den Arten ergehen, wenn wir einmal zur Genüge wissen würden, worin die hauptsächlichsten Wachstumsverschiedenheiten bei einem und demselben Individuum in verschiedenen Epochen seines Lebens beruhen?"

1) Auch H. v. Meyer (1836, p. 55) erwähnt Zeichnungen, die Buckland zur Versammlung in Bonn mitbrachte, seine Schulpe, die aus dem Lias von Lyme-Regis stammen, betreffend.

vorhanden gewesen sei, wie sie seither tatsächlich mehrfach beobachtet werden konnte (p. 114).

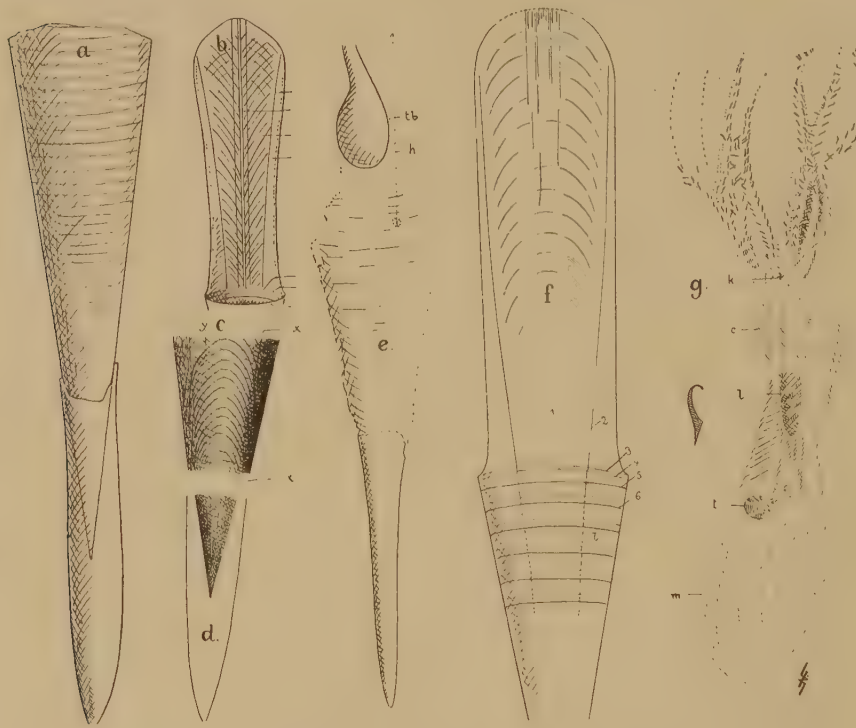


Fig. 63. Typen von Petrefakten, die uns zur Rekonstruktion der Belemnoidenorganisation verhalfen. *a*—*f* $^1/_2$ nat. Gr.

a Rostrum und Phragmocon von *Belemnites „elongatus"* nach Quenstedt 1849 (Taf. 24, Fig. 3) aus dem Lias von Schwaben.

b Proostracum aus dem oberen Lias von Aldertown (Gloucester) nach Crick (1894, Taf. 9), unten ergänzt, zur Veranschaulichung des Ansatzes am Phragmocon. *1* Asymptote, *2* Mittelrippe, *3* Federstreifung, *4* Seitenplatte, *5* Annulus, *6* vordere Sutur, *7* Conusrand.

c Phragmocon von *Bel. paxillosus*, von der Dorsalseite gesehen; *y* Parabellinien, *x* mediale Asymptote.

d gespaltenes Rostrum eines „*B. elongatus* Miller" aus dem Lias δ von Breitenbach (Württemberg) (Bayr. Staatssammlung, mit dem Abdruck derselben Linien in der Alveole.

e *B. elongatus* mit Phragmocon und Tintenbeutel auf einer Tonschieferplatte aus dem engl. Lias (nach Huxley 1864). Der punktierte Pfeil, um seine eigene Länge fortgesetzt, zeigt die Stelle, wo auf der Platte ein Häufchen von Bel.-Häkchen liegt. An diesem Punkt ist der After zu vermuten. Die Haken gehören also zu einem Coprolithen, nicht zu den Armen des Tieres selber. (Die Cephalopoden sind ausgesprochene Kannibalen!)

f Schale von „*Acanthoteuthis speciosa*" aus dem Malm von Solnhofen. Stück des Münchener Museums (Bayr. Staatssammlung) unter Verwertung anderer etwas ergänzt. Solche Petrefakte kommen auch mit Tier (wie *g!*) vereinigt vor. *1* Proostracum (Mittelplatte), *2* mediale Asymptote, *3* Annulus, *4* vordere Suturlinie des letzten Septums, *5* hintere-Suturlinie (Stützleiste), *6* dieselbe zum vorletzten Septum, *7* wie *2*.

g Tierkörper von „*Acanthoteuthis speciosa*" von Eichstädt. (Nach Crick 1897, Taf. 1). *a* Arme, *k* Kiefer, wie öfters in einer Kalkkristallgruppe liegend, *c* Kopf, *l* Leber (?), *t* Tintenbeutel, *m* Muskelmantel; links ein Haken in natürlicher Größe, sonst nahezu $^1/_4$.

Die Vorstellung von Voltz, nämlich das Prinzip der Rekonstruktion aus den Zuwachslinien wurde weiterhin allgemein angenommen, freilich zuerst unter irrtümlicher Mitverarbeitung von *Belopeltis*-Schulpen. So bildet d'Orbigny 1842 (Taf. 3, Fig. 3 Taf. 4, Fig. 1) einen *„Belemnites Aalensis"* ab, indem er dem Gladius von *Belopeltis Aalensis* (Zieten) einfach einen Phragmocon mit Scheide und Rostrum anhängt. Außer Gladien wurden freilich auch echte Proostraca beschrieben: 1842 gab Pearce ein solches für seine neue Gattung *Belemnoteuthis* (p. 185) an, 1848 beschrieb Mantell das von *B. (Cylindroteuthis) attenuatus* (= *B. Puzosi* d'Orb.) (Fig. 87). Er berichtet darüber: „This fossil com-

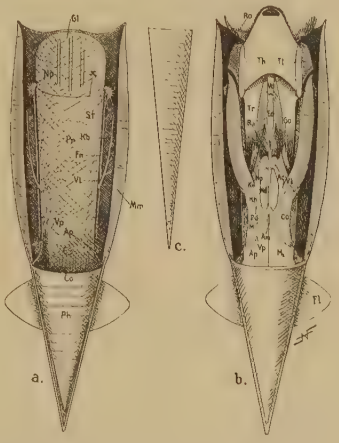


Fig. 64. Typische Verhältnisse im Schalen- und Mantelsitus bi Decapoden.

a Schalensitus. Der Mantelsitus ist ausgeräumt, wobei die seitlichen Teile des Muskelmantels (*Mm*) und daran befestigte Bildungen samt der Schale erhalten blieben. Vor der Linie *x* ist noch der primäre Mantel als Bedeckung der Schale vorhanden und zeigt eine als Adhäsions- und Gleitfläche (*Gl*) wirkende Differenzierung, die oft verknorpelte „Kragenhafte". Auf dem Proostracum sind einige Zuwachslinien punktiert angedeutet. *Np* Nervus pallialis, *St* Stellarganglion, *Kb* Kiemenband, *Vl* Vena pall. lat., *Fn* Flossennerv, *Vp* Durchtrittsstelle der Vena pall. post., *Ap* der Arteria pall. post. zu der Flosse, *Ph* Phragmocon, bloßgelegt.

b Mantelsitus. Natürliche Topographie nach Entfernung der ventralen Muskelmantelplatte. *Ro* Riechorgan, *Th* Trichterhafte, *Tt* Trichtertasche (in der Mitte das „Trichterrohr", der Hauptteil des „Trichterapparates"), *Vc* Vena cava, *Tr* Trichterretraktor, *Ed* Enddarm, *Go* Geschlechtsfortsatz, *Ra* Musc. rectus abdominis, *Ac* Accessorische Nidamentaldrüsen, *Np* Nierenporus, *Nd* Nidamentaldrüsen, *Vl* Vena pall. lat., *Kv* Kiemenvene, *Kh* Kiemenherz, *Pd* Pericardialdrüse, *Cö* Cölomtasche dafür, M_1, M_2 Reste des primären Mantels, auf der Innenseite der Schale, *Am* Art. pall. med., *Vp* Vena pall. post., *Ap* Art. pall. post., *Fl* Flosse. — Diese Figuren nehmen eine Korrektur an der sonst gleichen auf p. 124 der „Cephalopoden", Bd. 1 vor; die Flossen sind, wie sich seit der Ausführung des Originals immer deutlicher gezeigt hat, auf der Außenseite des Phragmocons aufzusetzen; zum Proostracum haben sie keine primäre Beziehung.

c Ein problematischer Phragmocon mit Scheide und kegelförmig dieselbe verlängerndem kurzem Rostrum aus dem Lias *ε* bei Hondelage (Braunschweig) stammend. Das Stück gehört zur Privatsammlung in Braunschweig, deren Besitzer es mir freundlich zur Verfügung gestellt hat. Die Anfangskammer ist an typischer Stelle vermutungsweise eingezeichnet. Dieselbe tritt äußerlich in keiner Weise hervor, wie denn das Rostrum überhaupt als bloße Endspitze der bräunlich glänzend glatten, vorn dünn und durchscheinend werdenden Scheide erscheint (nat. Größe).

prises the following parts: 1. The capsule or periostracum. This external investement, which consists of a thin, shelly, or cornocalcareous integument that closely embraces the guard, and, gradu-

ally enlarging upwards, finally surrounds the peristome of the phragmocone, constituting the thin horny laminated sheat or receptacle, (that) has been described by all previous observers as an extension of what they termed the sheat or capsule; within this receptacle the ink-bag and other viscera were probably contained . . ." Eine genauere Kenntnis des Proostracums war diesen Stücken also nicht zu entnehmen und so klärte sich trotzdem zunächst der Irrtum von Voltz (p. 168) nicht ohne weiteres auf. Quenstedt da-

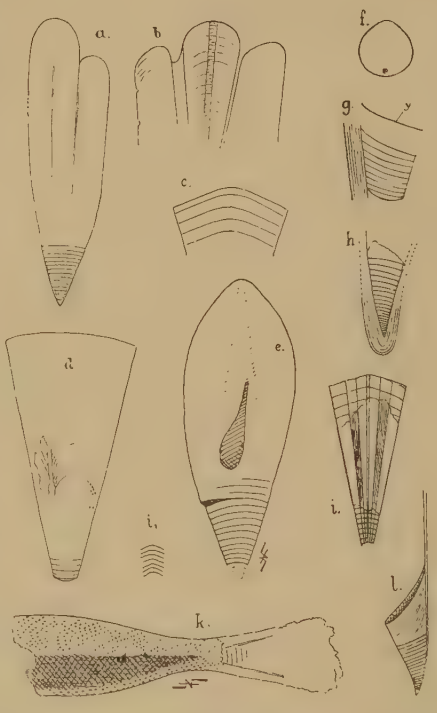


Fig. 65. Reste einiger seltener, oder problematischer Belemnoiden. *a—i:* $^1/_2$, *k:* $^2/_1$ nat. Größe.

a Phragmoteuthis bisinuata. Kegel und Proostracum, von dem ein Seitenteil nicht erkennbar ist. Nach der Originalfigur von E. Süß 1865.

b Vorderteil eines vollständigen Proostracums, ebenso.

c Dorsalansicht des Phragmocons, nach dem Originalstück skizziert, etwa $^1/_1$.

d Phragmocon eines Belemnoiden, nach Huxley 1864, bei dem *Phragmoteuthis*-artige Seitenplatten am Proostracum vermutet werden könnten („dorsolateral and ventrolateral asymptotes".) (Man vergleiche aber die Fig. 63 b.)

e „*Belemnoteuthis*" aus dem Lias von Lyme-Regis „in etwas idealisierter Darstellung" (aus Korschelt und Heider, Spez. Teil, III, p. 1144: „Die Figur ist nach einem bisher nicht beschriebenen, sehr instruktiven Stück aus der Sammlung des Herrn Dr. O. Jaeckel angefertigt"). Wahrscheinlich handelt es sich um eine „*Acanthoteuthis conocauda*" (vgl. p. 179).

f Septum bei *Diploconus belemnitoides* Zittel aus dem Tithon (Stramberger Schichten) nach Zittel 1868.

g Phragmocon und Scheidenstück dazu, ebenso. (*y* Die Form der Sutur nach dem Originalstück in München.)

h Rostrum und Phragmocon nach Zittel. *i* Phragmoconteil in Dorsalansicht. Man vgl. Fig. 73 a, wo erst die ganze Conothek, abgewickelt, dieses Bild gibt. Mittel- und Seitenplatten sind also hier sehr schmal!

k „*Conoteuthis Dupianus*" nach d'Orbigny 1842 (Taf. 12) aus der unteren Kreide.

l „*B. lemnoteuthis spec.*" nach Langerhahn 1906 (ein Problematikum, vgl. *Belemnoteuthis.*)

gegen sah zwar 1849 ein, daß man den belemnoiden Schulpen, insbesondere unseren „*Acanthoteuthis*" *conocauda* und *speciosa* (p. 180) zungenförmige Proostraca zuschreiben muß, bestritt aber wieder mit Gründen, daß dieselben als Belemniten sicher erkannt seien. Ja, er will die offenbar zerquetschten Phragmocone der *Acanthoteuthis conocauda* überhaupt nicht als „Alveolen", d. h. als richtige

Phragmocone anerkennen (p. 530). Sollten Münsters Stücke doch mit „*Belemnites semisulcatus*“ identisch sein, so beweisen dieselben (p. 533) „weiter nichts, als daß die Schale der Belemniten-Alveole oben nicht mit rings geschlossenem Kreis, sondern mit einem einseitigen parabolischen Fortsatz endigte, der mit wirklichen Loligineenknochen nichts weniger als eine sichere Vergleichung zuläßt.“ Damit ist immerhin grundsätzlich das Vorhandensein des Proostracums zugegeben, offenbar widerwillig; die Belemniten sollten ja den Tetrabranchiaten nahe stehen und keine „nackten Cephalopoden“ sein.

Woodward (1851, Manual) nimmt an, daß alle *Belemnoidea* ein Proostracum (nach Art d. Fig. 87) hatten. Die „*Belemnosepia*“-Schulpe identifiziert er richtig mit *Geoteuthis* Münst. (s. *Belopeltis*) und weist sie zu den „*Teuthidae*“, welche er in Gegensatz zu den *Belemnitidae* stellt.

Damit wäre die allgemeine Verwirrung geklärt gewesen. Huxley (1864) beschreibt freilich aus dem Lias von Charmouth einen besonders vollständigen Belemniten mit Rostrum und Tintenbeutel (vgl. Fig. 66c), den er wieder zugleich für identisch mit *Belemnosepia* Agassiz, d. h. *Belopeltis* (s. dort) hält, in der er nur ein Belemnitentier mit Proostracum aber abgebrochenem Phragmocon sieht. Im übrigen verdanken wir ihm neue, zum Teil unklare Angaben über die Bildung der Proostraca, deren er mehrere Typen unterscheidet. Zunächst den unserer Fig. 87. Derselbe ist: „very thin and apparently horny, or imperfectly calcified, in the dorsal region, and was supported laterally by two thin calcareus bands, or pillars, which inferiorly, expand upon the conotheca.“ Dazu kommt die neue *Xiphoteuthis* (Fig. 66). Weiter vermutet H., daß eine dritte Art bei *Belemnoteuthis* Pearce (p. 185) zu finden wäre. [Das Proostracum derselben ist (nach P.) ein „sepiostaire“, nach Woodward „a horny dorsal pen, with obscure lateral bands“]. Endlich beobachtete H. bei einem *Bel.* spec. einen „sattelförmigen“ Vorderrand des Proostracums. (Wohl ein bloßes Fragment).

Das Vorhandensein eines Proostracums als Fortsetzung der Conothek ist seither durch zahlreiche Funde weiter bestätigt worden und zwar sind solche Proostraca sowohl isoliert (Fig. 63 b) als auch im Zusammenhang mit dem Phragmocon *(f)* mehrfach beobachtet worden. Die ersteren können, weil abgelöst von den Luftkammern, rasch eingebettet und vorzüglich erhalten sein

(Fig. 90), während die letzteren meist sehr beschädigt sind. Die Form ist überall, mit alleiniger Ausnahme von *Xiphoteuthis* und *Phragmoteuthis* (Fig. 66 u. 67), die zungenartige der Fig. 71, 72, und 73. Über die relative Länge geben die Zuwachslinien nicht ohne weiteres richtige Auskunft, weil man sie in der Zone der Hyperbelstreifen, d. h. der Seitenplatten, nur sehr schwer genau verfolgen kann, da sie zu dicht stehen. Man muß also große Sorgfalt anwenden und isolierte Proostraca, insbesondere die schönen Schalenstücke von *Acanthoteuthis speciosa* zu Hilfe nehmen[1]). Man bekommt dann die Verhältnisse der Fig. 90.

Besondere Beachtung verdient dabei die Verbindung von Proostracum und Conothek, die nur selten plastisch zu verfolgen ist, dann aber mit dem an isolierten Phragmoconen (Fig. 73) zu beobachtenden Verlauf der Linien übereinstimmt. Der Ansatz am Kegel nimmt fast dessen ganze Breite ein. Dabei kann man oft von der letzten Sutur, die (Fig. 63 f, Doppellinie 4 u. 5) bei ausgewachsenen Belemnoiden besonders breit ist (!), eine dritte Linie beobachten, die dem Septum vorgelagert ist und die Grenze zwischen Conothek und Proostracum als queren Schnitt zu bezeichnen scheint (Fig. 90_6). Sie liegt in Wirklichkeit weiter zurück als der ventrale Schalenrand und stammt vom Annulus (p. 14), der also auch den Belemnoiden zukommt, während er bis jetzt nur bei Nautiloiden beobachtet ist. — An dieser Stelle mag nur noch die Frage nach dem morphologischen Charakter (Homologie) des Proostracums aufgeworfen, d. h. es soll untersucht werden, wie dasselbe auf den allgemeinen Typus einer Cephalopodenschale (p. 14) zurückzuführen sei. Eine Beantwortung dieser Frage ergibt sich aus der bloßen Gegenüberstellung mit einem Orthoceras (Fig. 10). Es hat dabei den Anschein, als ob die ventrale Partie der Wohnkammerwand herausgeschnitten sei, während die dorsale allein stehen blieb. Natürlich aufgefaßt heißt das, daß der Ventralrand im Wachstum verkümmert ist. Die Lücke, welche dadurch entstehen müßte, wird, wie bei allen Dibranchiaten (p. 22, Fig. 10b), durch den Muskelmantel geschlossen. Doch muß zugegeben werden, daß eine andere Auffassung denkbar wäre.

1) Diese Fossilien sind offenbar besonders geeignet, direkt die allgemeinen Erkenntnisse zu bestätigen, die wir nach Voltz (p. 168) indirekt aus den Zuwachslinien der Belemniten-Phragmocone gewonnen haben (vgl. Fig. 71, 73 u. 90). Insbesondere können wir bei ihnen das Vorhandensein eines zungenförmigen Proostracums am Phragmocon direkt beobachten und seine relative Länge bestimmen.

Bei Octopoden[1]) fehlt schon embryonal jede Andeutung eines Proostracums. Die Schalenanlage beschränkt sich auf das zukünftige Hinterende des Mantelsackes (Naef 1921, Cephalopoden, Bd. II, Taf. 25, 33 u. 37). Es wäre denkbar, daß hier der primäre Zustand der Dibranchiaten ausgedrückt wäre. Der Muskelmantel müßte dann zunächst dorsal tonnenförmig geschlossen gewesen sein; am Hinterende wäre, von Haut bedeckt, ein Orthoceras-artiger Phragmocon anzunehmen, wie man das für *Belemnoteuthis* behauptet hat (s. dort). Das Proostracum könnte dann sekundär als „Auswuchs" der Conothek gebildet worden sein unter Verdrängung des dorsalen Muskelmantels. Offenbar liegt hier aber eine kompliziertere Auffassung vor, die nicht statthaft ist, wenn die einfachere genügt.

Die bisher besprochenen Schalenteile müssen als primäre angesprochen werden, da ihre Homologa auch den ältesten Nautiloiden schon eigen sind. Dazu kommen aber bei allen Belemnoiden sekundäre, in ihrer Gesamtheit als Periostracum zu kennzeichnende (p. 13). Sie liegen dem Ostracum von außen auf, und können sich in verschiedenen Abschnitten desselben verschieden verhalten oder einen mehr einheitlichen Überzug darstellen (Fig. 62). Jedenfalls ist das Periostracum stets in der Weise geschichtet, daß ineinanderstehende Tüten gebildet werden, von denen die innersten nur die Gegend der Anfangskammer einnehmen, die äußersten aber den freien Schalenrand fast oder ganz erreichen. Die zarten jugendlichen Schalenteile sind also am besten vom Periostracum geschützt, die später gebildeten, kräftiger werdenden, immer weniger. Dadurch entsteht hinter der Anfangskammer stets ein „Rostrum", d. h. eine mehr oder weniger spitze oder massige Fortsetzung des den Kegel umschließenden Periostracums. Wir wollen dasselbe in seinem alveolaren Teil als „Scheide" im engeren Sinn bezeichnen, während der postalveolare zunächst allein als „Rostrum s. str." gilt. In der Literatur herrschen aber ganz verschwommene Begriffe:

Da nämlich der verdickte Scheidenteil mit dem eigentlichen Rostrum zusammen eine solide Masse bildet, die fast immer das Ganze oder doch den Hauptteil der wohlerhaltenen Fossilien darstellt, und sich in der Rekonstruktion bei den meisten vollständigeren Belemnoiden,

1) Leider kennen wir nur die Embryonen der Polypodoiden, bei denen ohnehin eine maximale Reduktion der Schale stattgefunden hat. Umso weniger fällt diese Tatsache ins Gewicht.

als einheitlicher, wohlabgesetzter Körperanhang zu erkennen gibt, kann man praktisch von einem alveolaren und postalveolaren Teil des „Rostrums (in erweitertem Sinne)" sprechen. Wir können dann mehr zylindrische Rostren mit großem und mehr keulenförmige mit kleinem Alveolarteil unterscheiden, zwischen welchen alle Übergänge bestehen (vgl. Fig. 71 und 95). Nach vorn geht die Scheide als dünner Überzug auch auf das Prostracum über, das auf der Außenseite eine nicht vom primären Zuwachs herrührende sekundäre Skulptur tragen kann (vgl. p. 105).

Die Bildung des mächtigen Periostracums ist zunächst eine Folge der Umwachsung der Schale. Denn während bei den Orthoceren die zarten, jugendlichen Schalenteile einfach abgestoßen wurden, so daß sie nicht eine beständige Quelle der Störung durch ihr unvermeidliches Zerbrechen bilden konnten, ist dies bei innerer Schale weder nötig noch möglich, sobald die Schalenfalte zur Auflagerung von Schalensubstanz auf die Außenseite des Gehäuses befähigt ist. Außerdem dürfte das Periostracum fast von Anfang an zur Beschwerung des Hinterendes gedient haben (vgl. Naef 1921, Cephalopoden Bd. I, p. 110).

b) Materialien zur allgemeinen Rekonstruktion des Weichkörpers.

Belemnoide Schalen mit deutlichen Resten oder Abdrücken des Weichkörpers sind nicht häufig (Fig. 63 und 66). Das erklärt sich sehr einfach aus dem Bau derselben, sowie aus dem Vorkommen des Tieres. Tote Belemnoiden mußten ebenso wie die Leichen rezenter Sepien, auf der Oberfläche des Meeres schwimmen und konnten nicht frisch und unverletzt in den Schlamm des Grundes gelangen, um darin eingebettet und petrifiziert zu werden. Nur durch glücklichen Zufall mochte etwa ein wohlerhaltenes Tier auf den Strand geworfen und daselbst eingeschlossen werden oder nach Eröffnung der Luftkammern (durch Riß oder dergleichen) einsinken oder etwa im flachen Schlammbecken (Solnhofen) ersticken. — Die erste, unsichere Feststellung verdanken wir wieder Buckland, welcher (1829) über Tintenbeutel aus dem englischen Lias berichtete, die er einem Belemniten zuschreibt (*B. ovalis*), mit dem sie zusammen vorkommen (vgl. Buckland 1836, Taf. 44', Fig. 7). Seine Angaben wurden bestätigt durch Agassiz (1835), welcher (nach Buckland 1836, Jahrb. p. 38) „im Oktober 1834 im Kabinett der Miß Philpots zu Lyme-Regis

zwei wichtige und die Frage entscheidende Exemplare entdeckte, an welchen beiden der Tintensack noch in der vorderen Hornscheide eines vollkommenen Belemniten steckt, und von nun an . . . . . mit Zuverlässigkeit alle Belemnitenarten in ein Geschlecht in der Klasse der Cephalopoden verweisen" will, für welches er (p. 169) den Namen *Belemnosepia* vorschlug.

Einen Tintenbeutel fand dann auch Owen 1847 (Phil. Trans. p. 15) bei *Belemnoteuthis antiqua* (s. d.) im braunen Jura von Christian-Malford (= „*Belemnites Owenii*" Quenstedt 1849, p. 535, Taf. 36, Fig. 4, 5, 7, 9, 13). Mehrfach sind die Phragmocone, mit denen Tintenbeutel vorkommen, zertrümmert (s. oben p. 168), so daß diese in den letzten Kammern liegen (vgl. Quenstedt, p. 530). Überhaupt handelt es hier nicht um besonders wohlerhaltene Petrefakte. Über einen Belemniten mit Tintenbeutel „an dem oberen Ende" berichtet übrigens schon H. von Meyer (1832, p. 322). Derselbe stammt aus dem Lias von Banz (Schwaben) und der Entdecker vermutet die Allgemeinheit solchen Vorkommens bei Belemniten. Dasselbe nimmt auch Buckland (1836) an (Jahrb., p. 39—40) und sieht darin einen Beweis, daß die Schalen innerliche waren; „denn der Tintenbeutel ersetzt die schützende Schale bei den nackten Cephalopoden" (vgl. p. 24).

Sonderbarer Weise sind wohl erhaltene Schnäbel von Belemnoiden nicht, und deutliche Reste derselben erst später (vgl. Fig. 66) gefunden worden, so daß noch Voltz (1830, p. 33) behauptet, daß weder Ammoniten noch Belemniten solche Teile besaßen.

Die „Gattung *Acanthoteuthis*" Wagner 1832.

Durch den Nachweis des Tintenbeutels bei verschiedenen Belemnoiden war deren Dibranchiatennatur dargetan. Doch erlangte man früh viel weitergehende Kenntnis der Tiere, welche nur an dem Umstande krankt, daß die betreffenden Fossilien nicht genauer zu bestimmen sind. Denn die spezifische Kennzeichnung der Belemnoiden gründet sich im allgemeinen auf das Rostrum, während dieses gerade den besterhaltenen Tierkörpern wie auch den Phragmoconen mit Proostracum (p. 170) meistens fehlt. Soweit es vorhanden ist, sind wir in der Lage, dieselben den Familien der Belemnoteuthiden (s. d., vgl. auch *Phragmoteuthis!)* oder Belemnitiden (Fig. 67) zuzuschreiben [vielleicht werden noch andere Typen gefunden]. Wenn es aber fehlt, bleibt die Bestimmung un-

sicher, da andere Kennzeichen nicht vorhanden, d. h. als solche erwiesen sind (Haken, Fig. 68!?).

Darum brauchen wir für unbestimmbare Belemnoiden-Körper und -Schalen ohne Rostrum die fiktive Gattungsbezeichnung R. Wagners, die umso nötiger ist, als diese Fossilien großes Interesse beanspruchen. Sie gründet sich auf den Besitz von hakentragenden Armen, in denen wir bereits (p. 26—30) einen Beweis des Decapodencharakters der Belemnoiden gesehen haben (vgl. Fig. 91, sowie p. 181).

Solche Petrefakte scheinen zuerst Münster in die Hände gelangt zu sein, der sie als „*Onychoteuthis* Lichtenstein" bezeichnete, indem er sie für Angehörige eines rezenten Oegopsidentyps hielt, der ebenfalls Krallen trägt. Doch verwechselte er sie auch mit allerlei anderen, bei denen er Haken bloß annahm, so daß wir heute nicht feststellen können, was mit *Onychoteuthis prisca* (1828, p. 581) und *O. angusta* (1830, p. 404, 458) alles gemeint war. Jedenfalls sind damit verschiedene Prototeuthoiden vermischt[1]), welche selber durchaus keine Haken tragen (vgl. p. 122).

Diagnose: *Acanthoteuthis* bezeichnet Belemnoiden, deren Rostrum nicht sicher bekannt ist, während Phragmocon und Proostracum nach Art der *Belemnitidae* gebaut sind und die Arme, wie bei diesen, je zwei Reihen von Haken tragen.

Als Arten von *Acanthoteuthis* müssen heute noch die folgenden gelten:

1. ***Acanthoteuthis Montefiorei*** Buckman 1880.

Hierher *Belemnoteuthis Montefiorei* Buckman 1880 (Proc. Dorset Nat. Hist. und Antiqu. Field Club v. 3, p. 141) sowie Crick 1902, Taf. 1.

Dies ist ein unvollständig erhaltener Belemnoidenkörper aus dem unteren Lias zwischen Lyme-Regis und Charmouth, an dem der grobe Umriß des Mantelsackes, ein mächtiger Tintenbeutel und fünf bis sechs deutliche Arme mit Doppelreihen von Haken bekannt

---

1) Offenbar hat Münster 1828 Teuthoiden und Belemnoiden noch nicht auseinander gehalten. Seine „*Onychoteuthis*" soll sowohl im Malm von Solnhofen als auch im Lias von Schwaben vorkommen (p. 579—581). Letztere nannte er später „*Acanthoteuthis*", vereinigte aber auch unter diesem Namen Belemnoiden *(A. speciosa = Ferussacii = Lichtensteinii)* mit Teuthoiden *(Plesioteuthis)*, bei denen er den Besitz von Haken irrtümlich annahm. Vgl. p. 181.

sind. Von diesen Armen sind zwei deutlich kürzer, zwei offenbar wesentlich länger als die anderen. Alle tragen sehr eigenartige Haken, die, nach der Abbildung zu schließen, die auf Fig. 68 g dargestellte Form zeigen und gleichmäßig quer zur Armaxe stehen. Offenbar wurden sie vor dem Einhaken krampfhaft zurückgezogen, wie Katzenkrallen und in der Totenstarre zeigt sich nun dieselbe Stellung. Crick hält dieses Tier für einen Belemniten, freilich ohne beweisende Gründe. (Vgl. auch Crick 1907.)

2. ***Acanthoteuthis conocauda*** Quenstedt 1849.

Hierher: *Onychoteuthis prisca* Münst. 1828, p. 581 (z. Teil?). *Onychoteuthis prisca* Meyer 1832, p. 322 (z. Teil?). *Acanthoteuthis prisca* Voltz 1835, p. 1(z. Teil?). *Onychoteuthis conocauda* Quenst. 1849, p. 529, 550 u. 556; Taf. 36, Fig. 6—8, 12, 14. *Onychoteuthis conocauda* ibid. 1858, p. 245.

Zu dieser Art gehören gepreßte Phragmocone, oft mit Resten von Proostracum, Tintenbeutel, Muskelmantel, Kopf und Armen (Hakendoppelreihen) verbunden, sowie übereinstimmende Teile solcher Zusammenstellung aus dem Lias ε (schwarz. Tafelfleinz) von Schwaben (und England), über die man die Originalfiguren Quenstedts vergleiche. Es sind vermutlich Belemniten mit sehr kurzem Rostrum, wie sie in denselben Schichten gefunden wurden (*B. incurvatus* Ziet.?) zum Teil mit ähnlich zerdrücktem Phragmocon. (Als Fundstellen kommen Holzmaden, Pliensbach, Banz in Betracht). — Wahrscheinlich waren es zum Teil Stücke dieser Art und nicht *Belopeltis Aalensis* (Fig. 47), auf die Münster (1828, p. 581) seine „*Onychoteuthis prisca*" begründete (vgl. p. 178); denn der Name ist sonst eigentlich unverständlich.

3. ***Acanthoteuthis Jaeckeli*** n. sp. (?)

Hierher: *Belemnoteuthis spec.* Jaeckel 1890, p. 92. *Belemnoteuthis spec.* Korschelt u. Heider 1893, Bd. III, p. 1144, Fig. 679. (Vielleicht obige Art!)

Dieses aus Lyma-Regis stammende, besonders schöne Stück ist wahrscheinlich in der Abbildung stark rekonstruiert (Fig. 65 e). Ob wirklich der Umriß des Proostracums intakt ist, muß sehr bezweifelt werden. Jedenfalls stimmt er nicht mit den gewöhnlichen der Belemnoiden (Fig. 73) überein, wie er [aus den undeutlichen Zuwachslinien zu schließen, die man auf den perlmutterglänzenden, papierdünnen Proostraca von *Ac. conocauda* beobachtet] auch für diese Formen anzunehmen ist.

4. ***Acanthoteuthis speciosa*** Münst. 1839[1]).

Hierher zum Teil „*Belemnites semisulcatus*“ Münst. 1830 (p. 7, Taf. 1, Fig. 1, 8, 15). (Vgl. auch Buckland 1836, Taf. 44'). Phragmocone und Proostraca davon sind zu *Ac.* zu stellen, solange die Zusammengehörigkeit mit dem Rostrum nicht sicher beobachtet ist. Dagegen muß die Einheit dieser Form von Schalen ohne Rostrum mit den Tierkörpern nach Art der Fig. 63x u. 91, d. h. mit der *Ac. speciosa* Münst. durch Zittel (1885) als erwiesen gelten, insbesondere auf Grund eines in München (Schausammlung) liegenden Stückes, Zittels *Ostracoteuthis superba* (p. 510—511), das schon Münster vorlag. Dieser Zusammenhang dämmerte schon letzterem auf. Er schreibt 1836 (Jahrb., Brief an Bronn, p. 583):

„Von Solnhofen besitze ich den großen Alveolkegel eines Belemniten mit der ungekammerten hohlen Fortsetzung der Schale, neben welcher der beschädigte Sack eines sehr großen *Onychoteuthis* liegt, umher zeigen sich einige kleine Häkchen (Crochets) aus den Armen dieses Cephalopoden. Beide Körper liegen so nahe zusammen, zum Teil übereinander, daß man anfänglich zu dem Glauben verleitet wird, sie gehörten zu einem und dem nämlichen Tiere, aber bei genauer Untersuchung zeigt sich, daß sie von zwei verschiedenen Tieren abstammen, dem *Belemnites semisulcatus* und der *Onychoteuthis speciosa* (der größten mir bekannten fossilen Art). So viel Mühe ich mir auch gegeben habe, in den Schiefern des Lias und in den lithographischen Schiefern eine *Belemnosepia* Bucklands zu finden, so ist es mir doch bisher nicht gelungen, in keiner mir bekannten Sammlung Deutschlands kommt eine wirkliche *Belemnosepia* vor, für welche ich den oben beschriebenen Körper anfänglich hielt.“

Münster zweifelt offenbar am falschen Ort. Hier liegt ein einziges Tier vor, dem nur das Rostrum fehlt, das seine Zugehörigkeit zu *B. semisulcatus* allein sicherstellen könnte. Natürlich ist

1) Die Armkronen von *Ac. speciosa* waren schon Sternberg (1820) bekannt. Er beschrieb sie als „*Caulerpes princeps*“ und hielt sie für pflanzliche Reste (Grünalgen). Münster deutete sie schon 1834 richtiger auf Grund der Kenntnis rezenter *Onychoteuthis* Lichtenstein. p. 42 berichtet er von zwei Arten von „Sepien“, von denen eine am Kopfe Arme mit Saugnäpfchen trage. Diese wären aber S-förmig gebogen; „es scheinen sich mithin diese Cephalopoden aus der Juraformation ebenso wesentlich durch die Gestalt ihrer Saugnäpfchen von den jetzt lebenden zu unterscheiden, wie denn die Fische durch ihre Schuppen von den neueren verschieden sind“. (Die „Flossen“ und der „schwanzartige Fortsatz“ sind als Produkte der Fossilisation von Mantelsack und Phragmocon aufgefaßt.)

die ungekammerte, hohle Fortsetzung des Phragmocons das von M. noch nicht recht begriffene Proostracum.

Dasselbe Fossil erwähnt auch Wagner (1860, p. 29) wieder. Er spricht von einem „selten großen Exemplar von *B. semisulcatus*“ mit großem Phragmocon, Körper, Kopf und einzelnen Haken daneben. Die Form des Körpers sei wie bei *Ac. Ferussacii*. Reste des „braunen, hornigen, unregelmäßig furchigen“ Proostracums werden erwähnt. Nach p. 72—73 derselben Arbeit fehlt das maßgebende Rostrum. Die Darstellung ist aber irreführend und mußte darum erwähnt werden.

Hierher auch: *Acanthoteuthis speciosa, Ferussacii, Lichtensteinii* Münst. 1839 (p. 105, Taf. 9 u. 10, Fig. 1—2). Diese drei Petrefakte sind wahrscheinlich artlich identisch, wie schon d'Orbigny annahm (1839), während Münster (1846) an ihrer Unterscheidung festhielt. Allen liegen Körper mit Armen zugrunde. Auch d'Orbigny verband sie freilich noch irrtümlich mit *Plesioteuthis prisca* (1842, Pal. fr. jur., Taf. 23, Fig. 2—4 sowie 1845, p. 407, Taf. 28) und zwar teils als *Celaeno prisca* (1842), teils unter dem hier giltigen Namen. (Der erstere stammt aus Münsters Manuskript von 1836) (vgl. p. 115). — Quenstedt 1849 (Taf. 36, Fig. 11, p. 532—533) erkannte sehr wohl die typische Übereinstimmung mit *Ac. („Onychoteuthis“) conocauda*, nahm aber für beiderlei Petrefakte eine tiefe Verschiedenheit von Belemniten an (p. 173). Morris (1854) stellte *Ac. sp.* zu *Belemnoteuthis*. Wagner (1860) begrenzte den Namen auf diejenigen hakentragenden Cephalopoden des Jura, die er für „Loligineen“ oder „Teuthoden“ hielt.

Nach diesen Feststellungen, für die mir die Originalstücke Münsters in München vorlagen, ist auf Grund eines reichen Materials aus dem Malm von Solnhofen, Eichstädt, Daiting und Nusplingen zunächst eine vollständige Darstellung von Phragmocon und Proostracum (Fig. 90) sowie ein allgemeines Bild von Mantelsack, Kopf und Armen möglich. Der Phragmocon zeigt alle typischen Eigenschaften eines Belemnitenkegels (vgl. Zittel 1885, p. 511). Dasselbe gilt vom Proostracum, von dem ein wunderbar erhaltenes Exemplar von Solnhofen in München liegt (Fig. 90). Vergleichsstücke zeigen leichte Abweichungen: Ein ganz schmaler flacher Mediankiel kann sich andeuten und die begleitenden Rippen breiter oder schmäler werden. Die Randzone ist offenbar zart und unverkalkt gewesen.

Der Mantelsack ist wohl von typischer Form, doch nie schön erhalten. Spuren des Muskelmantels weisen dieselbe Querstreifung auf, wie wir sie bei den Teuthoiden (Fig. 48) beobachteten. Ein Tintenbeutel ist darin mehrfach zu erkennen (Fig. 63 e, g). Flossen fand ich leider nirgends deutlich abgezeichnet. Bei Teuthoiden, die sich rascher einbetteten (p. 176), sind die Bedingungen ihrer Erhaltung natürlich günstiger (Fig. 42). Auch von Kopf, Augen, Kiefern hat man nur undeutliche Abdrücke, die immerhin das typische Bild bestätigen (Fig. 62). Die Rekonstruktion des Ganzen ist durchaus nach Art der Fig. 67 e zu denken. Dabei ist das oben (p. 180) mehrfach erwähnte Solnhofener Exemplar Münsters, Wagners und Zittels wegleitend, weil es Phragmocon, Proostracum, Mantelsack, Kopf und Arme im Zusammenhang zeigt und damit Anhaltspunkte für die relative Größe dieser Teile gibt. Insbesondere können Weichteile und Schale nur auf Grund dieses einen Fundes genauer in Proportion gesetzt werden, während für die Ausgestaltung der einzelnen Abschnitte viel vollkommenere Petrefakte zur Verfügung stehen. (Man vergleiche für die Beurteilung der Gesamterscheinung auch das schöne, nur etwas verschwommene Petrefakt auf dem Titelbild Abels (1916). (Über ein Exemplar mit angeblicher „Buccalmembran" vergleiche man Crick 1900).

Besonderes Interesse beanspruchen die Arme: Wie aus Fig. 91 hervorgeht, sind deren mit aller Sicherheit 10 anzunehmen und zwar sind dieselben von etwas ungleicher Länge und Stärke[1]), aber doch gleichartigem Bau. Jeder trägt zwei Reihen von Haken von sehr ähnlicher Form, wie sie bei *Belemnoteuthis* (Fig. 68 e) beobachtet ist und durchaus unterschieden von denen der Liasarten von *Acanthoteuthis* (!). Ob daneben Näpfe vorhanden waren (p. 29) ist nicht mit Sicherheit festzustellen.

Wahrscheinlich sind, wie bei vielen rezenten Decapoden, die Dorsal- und Ventralarme schwächer als die lateralen Paare gewesen; dagegen hat eine ausgesprochene Differenzierung der Tentakel-

---

1) Bisher wurde allgemein die Zahl 8 angenommen und oft *Ac. speciosa* (nebst Anhang zu den Octopoden gestellt. So von Münster 1837, 1843; R. Wagner 1839; Bronn 1848. Römer 1852 usw. bis auf Bülow 1920.

2) Die Haken sind nicht alle gleich stark umgebogen; viele sehen mehr wie Krallen aus, die zum bloßen Kratzen dienen. Doch können die spitzen Endstücke verloren sein. Fig. 63 g zeigt ein sehr vollständiges Stück, das offenbar greiffähig wäre. Am Grunde der Arme sind die Haken verhältnismäßig klein, werden dann rasch größer, um distalwärts allmählich abzunehmen und im Bilde zu verschwinden.

arme offenbar nicht bestanden. In diesem Punkte steht *Ac. speciosa* ebenfalls neben *Belemnoteuthis*, zeigt aber damit wahrscheinlich nur das typische Verhalten aller jüngeren Belemnoiden, das im scharfen Gegensatz zu dem der anderen Decapodengruppen steht. — Wir können uns fragen, ob nicht trotzdem eine schwache Differenzierung des (von oben gezählt) vierten Armpaares anzunehmen sei. Denn da typische Tentakelarme sowohl bei Sepioiden als Teuthoiden vorhanden sind und die Sonderung dieser Gruppen mindestens bis zum unteren Lias zurückdatiert werden muß, dürfen die Voraussetzungen für eine Arbeitsteilung der Armpaare schon bei triadischen Decapoden vermutet werden. Es wäre denkbar, daß aus ökologischen Gründen, etwa zum Erwerb von Beutetieren, die mehr kräftig als flink waren, bei den jüngeren Belemnoiden ein Ausgleich sekundär stattgefunden hätte, ähnlich, wie wir es bei gewissen Metateuthoiden (Hochseeformen) beobachten, sei es, daß dieselben ihre Tentakelarme in späteren Entwicklungsphasen einbüßen (p. 27), sei es, daß dieselben den anderen Armen postembryonal wieder in hohem Grade ähnlich werden (*Ommatostrephes sagittatus* (Lam.) (vgl. Fig. 62).

5. ***Acanthoteuthis problematica*** n. sp.

Hierher ein Fossil aus Daiting (lith. Schiefer, ob. Malm). Platte und Gegenplatte liegen in München und sind bisher nie richtig aufgefaßt worden, trotzdem sie ein sehr eigenartiges Tier erkennen lassen, das keinem anderen gleicht (Fig. 56 c). Mich selber haben die Angaben darüber in hohem Grade irregeführt und mir die Kennzeichnung einer Hauptgruppe verdorben (1921, Cephalopoden, Bd. I, p. 147 unter Celaeno!).

Wagner (1860, p. 35) hat nämlich diese eigenartige Form als einen Vertreter seiner eigenen neuen *Celaeno conica* bestimmt und beschrieben. Damit wurden Merkmale eines Belemnoiden einem Teuthoiden zugeschoben, insbesondere das Vorkommen der irrtümlich, jedenfalls unbegründet bei fossilen Teuthoiden angenommenen Haken (p. 179) bestätigt und befestigt. Diese Meinung spukte seit Münster (1828), Meyer (1832), d'Orbigny (1842, 1845) u. a. allenthalben in der einschlägigen Literatur und wurde damit festgelegt. Da Wagners Angaben von J. Walter (1905) neuerdings bestätigt wurden, mußte ich damit als mit einer Tatsache rechnen und annehmen, daß die Umwandlung eines Teiles der Näpfe in Haken eine primäre, von Belemnoiden herzuleitende

Einrichtung der Teuthoidenorganisation sei (Cephalopoden, Bd. I, p. 127—132), was ein großer Irrtum ist. Wagners *Celaeno conica* (p. 151) enthält ein völlig fremdartiges Petrefakt, das vielleicht auch als Gattung und Familie neu ist, indem es sozusagen eine belemnoide Imitation der teuthoiden Celaeno darstellt. Dasselbe zeigt (Fig. 56), Kopf, Arme mit Haken und Mantelsack, sowie den Schalenkegel. Der letztere ist augenscheinlich auf die Mündung gestellt und von oben her zusammengedrückt, woraus sich die Celaenoform ergibt. Wagner ist die Möglichkeit solcher Mißhandlung, sei sie nun gewaltätig bei der Einbettung erfolgt oder einer weitgehenden Umgestaltung des Belemnoidentypus zuzuschreiben, nicht eingefallen; er sah nur einen Cephalopoden mit flachkegligem Hinterkörper, wie er für *Celaenidae* so kennzeichnend ist. Im übrigen gibt er eine gute Beschreibung:

„Der Kopf ist von mäßiger Größe, der Mantelsack erweitert sich an der Stelle, wo die Scheibe, die freilich nicht mehr vorhanden ist[1]), beginnt, und endigt hinten mit breiter Abrundung. Wenn auch die Substanz der Scheibe ganz verschwunden ist, so gibt sie sich doch durch ihren Eindruck als solche zu erkennen, indem sie oval konturiert, in der Mitte tief ausgehöhlt und von mehreren feinen, ovalen mit dem äußeren Scheibenrande konkordanten Reifen[2]) durchzogen ist, also die wesentlichen Merkmale der Scheibe von *C. conica* anzeigt, so daß ich in vorliegenden Exemplaren nichts anderes als den Abdruck eines Tieres von letzterer Art sehen kann.

Besonders bemerkenswert sind die Arme, die dicht aneinander geschlossen sind und wohl den größten Teil der vorderen Enden verloren haben. Sie sind ähnlich wie bei *Acanthoteuthis Ferussacii* mit zahlreichen kleinen Häkchen[3]) besetzt; aber, was bisher bei den fossilen Kopffüßern noch gar nicht beobachtet wurde, man sieht auch an einigen Armen mehrere, in senkrechter Richtung übereinander gereihte, wulstförmige, in der Mitte hohle Ringe, die

---

1) Bei *Celaeno* sind die Schulpe in ihrer Substanz wohl erhalten, während bei *Ac.* die Conothek und Proostracum völlig mazeriert und fast ganz aufgelöst sind.

2) Bei *Celaeno conica* sind die Zuwachsstreifen dicht gedrängt, bei dem vorliegenden Fossil sind entfernt stehende parallele Linien, die als Suturen gedacht werden müssen, auf dem Kegel vorhanden. Zum Teil ist der Phragmocon zertrümmert und nicht direkt zusammensetzbar.

3) Vgl. Fig. 68! Die Haken sind von charakteristischer Form! Das Vorhandensein von Saugnäpfen möchte ich weder bestätigen noch bestreiten. Die Spuren scheinen mir nicht prägnant genug (vgl. p. 29).

nach Form und Stellung wohl nichts anderes als Abdrücke von Saugnäpfen darstellen können."

Die Gattung *Belemnoteuthis.*

Die Vorstellungen, die wir auf Grund der „Acanthoteuthis"tiere gewonnen haben, werden durchaus bekräftigt durch Beobachtungen an einer

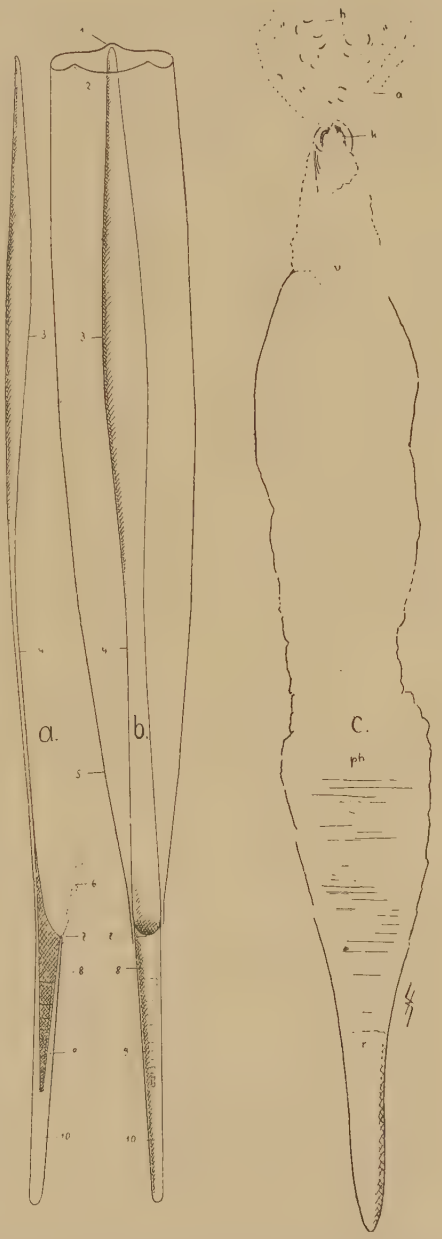


Fig. 66. Zur Rekonstruktion der Belemnoiden.
a Xiphoteuthis elongata, Schale in Seitenansicht.
b Dieselbe, in Ventralansicht unter Anfügung des Mantelsackes. Nach den Originalfiguren Huxleys (1864) rekonstruiert. *1* Dorsalecke, *2* Ventralecke des Mantelrandes, *3* Proostracum, *4* verdünnte Stelle desselben, *5* Mantelsack, *6* Muskelmantelinsertion am Schalenrand (7), *8* Conothek, *9* Scheide, *10* Rostrum. $^2/_5$ nat. Gr.
c Belemnites Brughieri (p. 111) aus dem oberen Lias Englands. Schale samt Tier auf einer Schieferplatte. *h* Haken, *a* Arme, *k* Kiefer, *v* Vorderrand des Proostracums, *ph* Phragmocon, *r* Rostrum. $^1/_2$ nat. Gr. Dies ist, soweit mir bekannt, das einzige Stück, das Schale samt Rostrum, Proostracum sowie Kopf und Arme vereinigt zeigt. Wenn auch im einzelnen die Erhaltung keine besonders gute ist, bestätigt doch die Figur in erwünschter Weise unsere allgemeinen Vorstellungen (Fig. 63 u. 67).

besonders wohl erhaltenen Gattung belemnoider Decapoden, die durch Pearce (1842) und Owen (1844) aus dem oberen Dogger von Christian Malford bekannt geworden ist. An derselben unterscheidet man in typischer Anordnung und Proportion (Fig. 67 b) Phragmocon, Mantelsack, Kopf mit Augen und Armen, so daß die bloße Betrachtung der besten Platten die

Vorstellung des Tieres ergibt. In der Figur sind nur die scharfen Umrisse im einzelnen ergänzt und die Flossen eingesetzt, unserem allgemeinen Prinzip (p. 7) folgend.

Nach allem, was zu sehen und zu ergänzen ist, haben wir eine fast vollständige Übereinstimmung mit dem, was über „*Acanthoteuthis*“ *speciosa* ermittelt wurde (p. 180 u. 111). Daß wir trotzdem keine Ver-

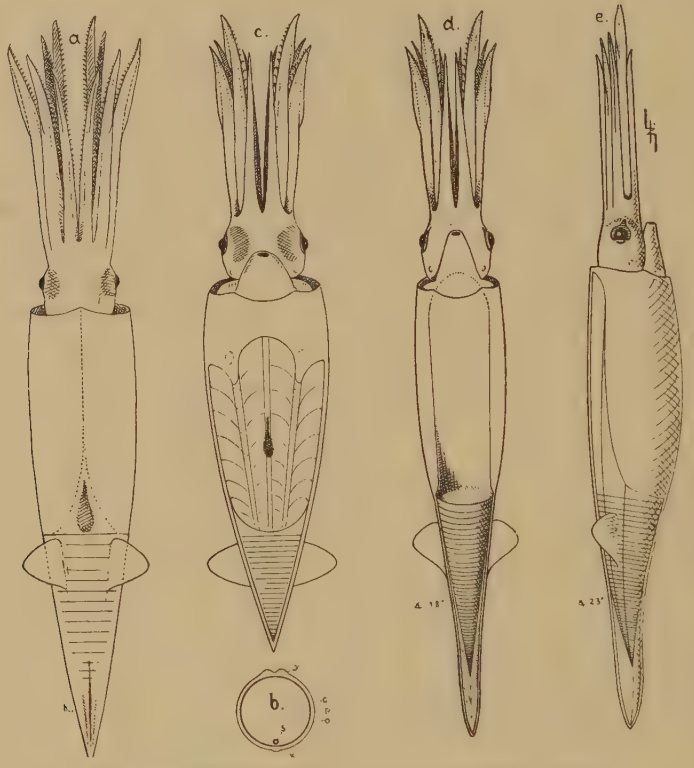


Fig. 67. Rekonstruktion einiger Belemnoiden.

a Belemnoteuthis antiqua. $^1/_2$ nat. Gr. nach den Originalfiguren von Süß 1865 ausgeführt.
b Querschnitt des hinteren Kegelteiles.
c Phragmoteuthis bisinuata. $^1/_2$ nat. Gr.
d Belemnites giganteus Schloth. $^1/_6$ nat. Gr. (Jugendform; p. 239). *e* Derselbe. (Vgl. Fig. p. 211.)

einigung wagen dürfen, für welche auch das stratigraphische Zusammentreffen und die übereinstimmende Hakenform (p. 189) spricht, liegt daran, daß bei *Belemnoteuthis* eine wohl ausgebildete Scheide vorhanden und erhalten ist, die einen ganz besonderen Charakter zeigt (vgl. das spec. Kapitel). Dagegen halten wir das behauptete Fehlen eines Proostracums nicht für bewiesen, wenngleich über dessen besondere Beschaffenheit nichts festgestellt ist (vgl. Fig. 90).

In viel unbestimmterer Weise wird auch von leidlich erhaltenen ganzen Belemnitentieren (mit Rostrum), wie sie im englischen Lias vorkommen, unsere Vorstellung vom typischen Charakter belemnoider Decapoden bestätigt (vgl. Fig. 66c). (Dieselbe auch bei Keferstein 1866, Taf. 131, Fig. 8, sowie Zittel 1885, p. 498, Fig. 681, Grundzüge 1921, p. 585, Fig. 1256; diese Figuren führen aber durch willkürlich bestimmte Umrisse leicht irre.)

c) Die Armbewaffnung der *Belemnoidea*.

Soweit sich bei belemnoiden Petrefakten Teile der Arme mit einiger Deutlichkeit erhalten haben, was schon von der triadischen *Phragmoteuthis*, von *Belemnoteuthis*, *Acanthoteuthis* und *Belemnites* gilt, tragen dieselben Gebilde, die den Haken rezenter Teuthoiden ähnlich sind und nur in Analogie mit diesen (Fig. 68) zu deuten sind. Von Saugnäpfen habe ich nirgends (p. 184) sichere Spuren gefunden (auch nicht bei den Teuthoiden, die sie ja sicher besessen haben). Diese Gebilde sind offenbar trotz der „Hornringe" (p. 27) zu zart, um sich fossil zu erhalten. Bei den Haken aber ist mindestens der Stiel so kräftig, daß er sicher petrifiziert werden kann; die zarten Spitzen sind freilich nur in besonders feinen Schiefern nachzuweisen.

Über die allgemeine Morphologie der Haken haben wir schon oben (p. 29) gehandelt und möchten hier das Gesagte anwenden. Zunächst möchten wir die speziellen Beobachtungen über Belemnoidenhaken beleuchten: Diese Gebilde sind im Bau offenbar nicht identisch mit denen rezenter Teuthoiden (die übrigens auch starke Verschiedenheiten untereinander zeigen) und daher schwer im Einzelnen zu deuten. Dies ist auch von Quenstedt, der (1858, p. 201) zuerst diesen Gebilden größere Aufmerksamkeit schenkte und sie als „Onychites" bezeichnete, gar nicht versucht worden. Er unterschied (vgl. 1885, p. 512) verschiedene Arten (wie *O. ornatus*, *uncus*, *runcinatus*) aus Lias, Dogger und Malm. Die ältesten waren ihm aus Lias *γ* bekannt (*O. numismalis*). Für einen Teil der von ihm hierher gestellten, isoliert gefundenen Gebilde steht die Cephalopodennatur nicht über allem Zweifel (Fig. 68f, i), ja man sieht bei ihrer Betrachtung nicht recht ein, wie sie einzufügen und wie ihre Funktion vorzustellen wäre. Beim Typus *i* ist offenbar die Endspitze verloren gegangen und dadurch die ganze Hakennatur undeutlich geworden. Die Formen *a*, *b*, *d*, *e*, *g*, *h* sind dagegen sicher Belemnoidenhaken und im Zusammenhang mit be-

stimmten Tierkörpern gefunden; doch sind auch diese darin von den Haken rezenter Teuthoiden verschieden, daß das proximale Ende ziemlich spitz ist und sich erst distalwärts zu einem Gebilde verdickt, das als Rest eines Hornrings gedeutet werden kann. Ein verbreiteter „Wurzelteil" des Hakens ist nicht vorhanden. Vielleicht ist derselbe weicher als der eigentliche Hakenstiel gewesen und bei der Fossilisation zerstört worden (?). Vielfach fehlt die umgebogene Spitze ganz, so daß die Haken eher wie Stacheln aussehen.

Das Vorkommen dieser Gebilde, die im Dogger die Größe eines kleinen Fingers erreichen *(Megateuthis?)*, ist ein sehr mannigfaltiges. Die maßgebenden Formen findet man mit bestimmten Schalen und Tierkörpern zusammen (s. oben!). Außerdem kommen sie ziemlich häufig isoliert vor (Lias, Dogger, Malm) (Trias?). Manchmal findet man sie in Coprolithen, d. h. in Häufchen organischer Reste beisammen, insbesondere in den lithogr. Schiefern des Malm. Münster hat sie mit Gladius-(Proostracum-)Resten im Magen von *Plesioteuthis* festgestellt und sah darin sonderbarer Weise (p. 116) den Beweis dafür, daß *Ples.* selber Haken trage. Massenhaft kann man Haken (sowie Belemnitenrostren) in Ichthyosauriermägen nachweisen, wodurch ihr allgemeines Vorkommen bei Belemniten bestätigt wird. Für die Ausgangsformen aller Belemnoiden in der Trias können wir keine bestimmte Behauptung aufstellen: Ob sie überhaupt schon Haken ausbildeten, ob dies an allen Armen geschah, ob in gleichmäßiger Weise, ist unbekannt (Fig. 62). Da für die Aulacoceratiden der Nachweis noch nicht geführt ist, daß sie Haken trugen und die von ältesten Belemnoiden (p. 161) abzuleitenden Teuthoiden in ihren älteren (fossilen) Vertretern keine Spur davon erkennen lassen, während sie bei den Sepioiden überhaupt nicht vorkommen, ist es wahrscheinlich, daß sich die Umbildung eines Teiles der Saugnäpfe auf zwei bestimmte Gruppen (jüngere Belemnoiden, Oegopsiden) beschränkt und sie darf, obwohl sie im Decapodennapf allgemein vorgebildet ist (p. 27), dem allgemeinen Typus der Gruppe, dem übrigens ein belemnoider Charakter zukommt (Fig. 62), nicht zugeschrieben werden (vgl. p. 165).

Für die Artunterscheidung geben die „Onychiten" sichere Anhaltspunkte, ebenso für die Verwandtschaft bestimmter Typen. Die Übereinstimmung von *Acanthoteuthis speciosa* und *Belemnoteuthis antiqua* in der Hakenform, die Abweichung von *Acanthoteuthis Montefiorei* und *A. conocauda*, läßt Fig. 68 deutlich hervor-

treten. Auch *B. Brughieri* hat (vgl. *Passaloteuthis*) durchaus andersartige Hakenform (Huxley 1864) als *Ac. speciosa.* Doch ist eine vergleichende Untersuchung über die Verwertbarkeit dieser Merkmale erst auf Grund neuen, reicheren Materials zu erwarten.

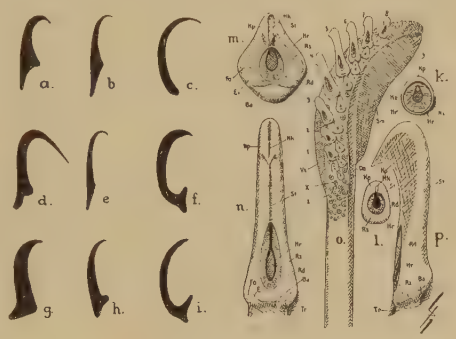


Fig. 68. Zur Morphologie der Haken bei fossilen und rezenten Decapoden.
a Acanthoteuthis problematica von Daiting (p. 151). $^{20}/_{1}$.
b Acanthoteuthis speciosa von Solnhofen (p. 180). $^{2}/_{1}$.
c „*Onychites*" *spec.* nach Quenstedt 1885. $^{1}/_{2}$.
d Phragmoteuthis aus der Trias nach Mojsisowicz. $^{3}/_{1}$.
e Belemnoteuthis antiqua nach Pearee 1854. $^{7}/_{1}$.
f „*Onychites*" *spec.* aus dem Dogger nach Quenstedt 1885. $^{2}/_{3}$.
g Belemnoteuthis Montefiorei nach Crick. $^{7}/_{1}$.
h Acanthoteuthis conocauda aus Lias ε in Holzmaden. $^{6}/_{1}$.
i Onychites spec. von Nusplingen (München). $^{2}/_{3}$.
k—o Tentakelkeule einer jungen *Ancistroteuthis Lichtensteini.* (Naef, Cephalopoden Bd. 1, p. 131).
k Näpfchen (*x in o*) mit starkem Hakenzahn (*Hz*).
l junger Haken, etwas weiter entwickelt, aber noch mit deutlichem Napfcharakter.
m kleiner, voll entwickelter Haken.
n großer, voll entwickelter Haken, von unten.
o ganze Keule. $^{3}/_{1}$ n. Gr. *p* großer Haken von der Seite.
Kp Kapuze, *Hk* Haken, *St* Stiel desselben, *Hr* Hornring des Napfes, *Rz* Haftring desselben, *Rd* Randring, *Ba* Basalteil des abgeänderten Hornringes, *Ei* Einbuchtungen daran (Gefäßeinschnitte), *Fo* Fortsatz daran, *Tr* Napfträger bezw. Hakenträger, *y* distaler Hakennapf, ähnlich wie *k* (vgl. auch Keferstein 1866, Taf. 131).

c) Über die Stellung der Schalen im Weichkörper der belemnoiden Tiere.

Wenn wir uns im Einzelnen über die Korrelation belemnoider Schalen zum Weichkörper Klarheit schaffen wollen, können uns die besprochenen Fossilien an sich wohl allgemeine Richtlinien geben, aber keine genaueren Feststellungen; um solche zu gewinnen, müssen wir die rezenten Vergleichsformen heranziehen. Dies hat schon Voltz erkannt. Wie er das Prinzip des Schalenwachstums (p. 168) klarlegte[1]), war er auch wieder der erste, der nach engeren Beziehungen zwischen Belemniten und rezenten Ce-

1) Auch Zieten hatte (1830) durch genaues Studium und Abbildung des Loligoschulps und seiner Einfügung in den Weichkörper wenigstens die allgemeine Korrelation der fossilen Gladien zum Tier erläutert und damit indirekt die Rolle des Proostracums verstehen gelehrt.

phalopoden suchte, zunächst nach allgemeinen (1830), dann auch nach spezielleren Übereinstimmungen. Solche fand er (1835, p. 5) bei den Ommatostrephiden („*Loligo sagittata*") (vgl. Fig. 59), doch versuchte er die Zurückführung aller Dibranchiatenschulpe auf denjenigen der Belemniten durchzuführen, insbesondere seine „*Onychoteuthis prisca*" (d. h. die falsch gedeuteten *Prototeuthoidea*, p. 178), „*Loligo sagittata*" (d. h. *Oegopsida*, p. 158), *Loligo vulgaris* (d. h. *Loliginidae*, p. 158), „*Teudopsis*" (d. h. Mesoteuthoiden, p. 135), „*Onychoteuthis angusta*" (d. h. *Plesiotheutis prisca*, p. 114), „*Octopus*", d. h. die *Octopodidae*, deren Schalenrudimente er zuerst auffand (1835, p. 7). — In der Art der Homologisierung sind seine Feststellungen zum Teil noch heute maßgebend. Nur die Beziehung zu den Sepia-artigen Decapoden vermochte V. nicht im Einzelnen zu erkennen. Dies ist erst mir selbst gelungen (II. Teil). In diesen Betrachtungen folgte ihm d'Orbigny, dem (z. B. 1839, p. XXXV) insbesondere die Übereinstimmung zwischen Belemniten und Ommatostrephidengladien imponierte. (Vgl. auch 1842: Ann. sc. n., p. 366). Buckland (1836, Taf. 44', Fig. 2) hatte sehr verkehrte Vorstellungen von der Einfügung der belemnoiden Schalen ins Tier (vgl. unten Fig. 76 b). Seine Rekonstruktion zeigt einen sepioiden Charakter, in dem die Öffnung des Phragmocons, und dieser selbst, tief ins Innere des Mantelsackes geschoben ist.

Maßgebend sind für uns folgende Tatsachen:

1. Bei allen wohl erhaltenen Belemnoiden nimmt der Phracmocon völlig das Ende des Mantelsackes ein und setzt diesen sozusagen fort. Das legt schon an sich die Vermutung nahe, daß die Insertion des Muskelmantels dem freien Schalenrande gefolgt sei und zwar nicht nur im Bereich des Kegels, sondern auch dem Proostracum entlang (Fig. 63, 66, 67).

2. Bei den daraufhin näher zu untersuchenden fossilen Prototeuthoiden stimmt diese allgemeine Annahme mit dem Befund. Insbesondere läßt sich bei der Gattung *Plesioteuthis* (Fig. 42) diese Form der Insertion direkt beobachten. Freilich greift dieselbe am Proostracum in bestimmter Weise auf die Innenseite der Randteile des Schulps über.

3. Bei den rezenten Teuthoiden ist durchweg der ontogenetisch (Fig. 60) primäre Ansatz des Muskelmantels am freien Schulprand zu beobachten, wenn auch in postembryonaler Zeit die sekundären Verschiebungen ziemlich bedeutend sein können (Naef 1922, Ce-

phalopoden, Bd. I, Kap. 5). Im Bereich des Conus bleibt, wenn dieser wohl entwickelt ist, der primäre Ansatz bestehen.

4. Bei älteren Embryonen und jüngsten „Larven" von oegopsiden Teuthoiden ist die ganze Schale durchaus „belemnoid" eingefügt (Fig. 61 a), der Ansatz des Muskelmantels folgt durchaus dem freien Schalenrand.

Damit ist die Art der Einfügung von belemnoiden Schulpen, wie sie das Bild wohl erhaltener Reste (Fig. 67 b) suggeriert hat, aufs Schönste bestätigt.

C. Über die Leistung der typischen Belemnoidenschulpe und die Lebensweise ihrer Träger.

Die Funktion der inneren Schalen bei dibranchiaten Cephalopoden hat schon d'Orbigny (1842, p. 368) einer allgemeinen Betrachtung unterzogen und sich dabei mit Glück an die morphologische Gliederung derselben gehalten. Denn offenbar leisten die verschiedenen Schalenteile nicht dasselbe.

1. Am leichtesten zu beurteilen ist die Funktion des Prostracums („lame cornée"), weil es als „Gladius" in relativ unveränderter Form bei den Teuthoiden persistiert und beobachtet werden kann. Es wirkt wie das Rückgrat eines Wirbeltieres „pour soutenir les chairs". [Wo es eine bedeutende Breitenentwicklung zeigt, kommt es freilich auch als passiver Bewegungsmechanismus in Frage, indem es durch seine Elastizität nach jeder Mantelkontraktion die Erweiterung desselben bewirken hilft. Wo es sich verschmälert, wie bei den Ommatostrephiden (Fig. 59), tritt eine kompensatorische Entwicklung der Muskulatur dafür ein. (Vgl. Naef, Cephalopoden, Bd. I, Kap. 5, 32)].

2. Die Luftkammern wirken gewiß, wie die Schwimmblase bei Fischen, nur daß sie nicht willkürlich erweitert und verengt werden können[1]). Dabei ist zu beachten, daß die größten Kammern am Vorderende des Phragmocons liegen. Immerhin ist das Aktionszentrum des Auftriebs im Tier weit hinten gelegen, wodurch eine wagrechte Schwimmhaltung erschwert ist. Eine solche ist überhaupt ohne weitgehende Kompensation (p. 192) nur an der Oberfläche des Meeres möglich.

---

1) Natürlich auch nicht passiv, durch Wasserdruck!! Bei guten Schwimmern dürften sie relativ kleiner sein.

3. Als Leistung des Rostrums sieht d'Orbigny die Schutzfunktion an. Es ist ein „corps protecteur" gegen „chocs" und zugleich ein Defensivorgan[1]). Wir haben (p. 176) in der Scheide überhaupt ein notwendiges Korrektiv bei inneren Schalen gesehen. Schon d'Orbigny erkannte auch, daß der Auftrieb des Phragmocons durch das Rostrum kompensiert werden muß. Dies geschieht natürlich umso mehr, je schwerer es ist und je mehr sein Schwerpunkt nach hinten verlagert ist (Keulenform bei *Atractites, Hastitinae, Belemnopsinae).* Eine Beschwerung der Scheide in der Nähe der großen Luftkammern würde deren Wirkung bloß aufheben. Liegt aber der Schwerpunkt des Rostrums weit hinter dem Aktionszentrum des Auftriebs, so hält es diesem die Wage und ermöglicht oder erleichtert eine horizontale Schwimmhaltung auch in der Tiefe. Es dürften daher die Formen mit verlängertem Rostrum besonders gute Schwimmer gewesen sein.

Obwohl im Einzelnen starke Verschiedenheiten bestehen, die auch in ihrer Wirkung nicht unterschätzt werden sollen, erlaubt doch die vorstehende Darstellung allgemeine Betrachtungen über die Lebensweise der Belemnoiden anzustellen. Denn die Hauptelemente der Organisation sind doch durchweg dieselben: Die Belemnoiden sind schlanke Decapoden mit Krallen und kegelförmigem, festem lufthaltigem Hinterteil, deren auffälligste Unterschiede in der Form des an Masse relativ unbedeutenden Endfortsatzes bestehen. Wir betrachten sie durchweg als nektonische Formen der Meeresoberfläche und Küstenzonen, von der sich nur besonders spezialisierte Typen losmachen konnten, um auch die tieferen und offenen Teile des Meeres als freie Schwimmer zu durchziehen. Das massenhafte Auftreten vieler Arten läßt ein Leben in Schwärmen, ebenso wie bei den jüngeren Teuthoiden, annehmen, wie denn überhaupt kein Grund besteht, andere als durch den schwerfälligeren Apparat der Schale bedingte Abweichungen von deren typischer Lebensweise bei ihnen zu vermuten.

Keinesfalls können Belemnoiden im Allgemeinen[2]) als kriechen-

1) Er sieht darin direkt eine Waffe, wie in den Krallen! (?)

2) Sollte für *Acanthoteuthis problematica* (p. 184) eine im Leben schon Celaenoartige Gestalt angenommen werden müssen, so könnte sie allerdings nur als benthonische, atypische Variante der Belemnoiden aufgefaßt werden. Die Ausnahme würde dann erst recht die Regel bestätigen, indem sie dartäte, wie weit der Typus abgeändert werden muß, um eine Anpassung an den Grund zu ergeben.

3) Genaue Berechnungen sind im allgemeinen nicht möglich (vgl. Abel 1916 p. 166), wären aber natürlich sehr erwünscht. Nur müßten sie auf durchaus sichere

de, benthonische Formen angesehen werden und einige Beobachtungen, welche solches darzutun scheinen, beruhen durchaus auf Irrtum. Die „Fährte" von *Acanthoteuthis*, die Jaeckel (1899, Z. d. d. geol. Ges., p. 36) und Walter (1904, p. 201) beschrieben haben, ist gewiß ganz anders zu deuten: Im Kalkschiefer von Solnhofen findet man genau denselben Eindruck in geringem Abstand wiederholt. Hier handelt es sich gewiß um Abdrücke einer offenbar steifen, vermutlich in Totenstarre befindlichen Armkrone von *Acanthoteuthis*, die nebeneinander, und völlig stereotyp, also in einer physiologisch ganz unmöglichen Lage erzeugt worden sind. Man vergleiche die Originalplatten im Münchener Museum und bedenke noch folgendes: Kein bekannter Teuthoide[1]) setzt sich jemals (lebend und wohlbehalten) freiwillig auf den Grund, am wenigsten schlammigen; insbesondere aber sind die krallentragenden Formen durchweg freie Hoch- und Tiefseeschwimmer.

Auch die Ernährung der Belemnoiden muß den rezenten und fossilen Teuthoiden geglichen haben. Wie bei diesen, zeigen sich in Form von Exkrementen auch bei jenen die Spuren des eingewurzelten Kannibalismus. Sie waren sicher ausgesprochene Räuber und reine Fleischfresser. Fische, Krebse, und Gattungsgenossen sind die Hauptopfer aller Tintenfische (vgl. auch p. 116).

Die Familie der *Belemnitidae* (d'Orb. 1845) s. restr.

Inhalt: I. Allgemeines. A. Vorbemerkung (unten). B. Diagnose (p. 195). C. Über die äußeren Formunterschiede der Belemnitenrostren (p. 196). Hier auch über „Alveolarschlitze" (p. 200). D. Über die Entwicklungsgeschichte der Belemnitenrostren (p. 203). E. Phragmocon und Scheide (p. 208). F. Das Proostracum (p. 210). G. Die Rekonstruktion des Belemnitenschulps (p. 211). H. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres (p. 213). Über die Lebensweise (p. 220). I. Die stratigraphische Verbreitung der Belemniten (p. 221). K. Zur Systematik der Belemniten (p. 223). II. Spezielles (p. 224).

A. Vorbemerkung.

Hierher die Belemnoiden, die sich an die Gattung *Belemnites* Lam. 1801 anschließen. Als Typus derselben muß *B. paxillosa* Lam.

Feststellungen über relative Größe von Phragmocon und Rostrum, Dicke der Scheide und Conothek, Masse des Sipho und der Septen gegründet sein. Wenn man alles dies berücksichtigt, dürfte der Auftrieb etwas geringer werden, als Abel annimmt, immerhin zu groß, um ein Leben in der Tiefe dauernd zu gestatten.

1) Höchstens macht die plumpe Gattung *Sepioteuthis*, die ich nicht lebend sah, vielleicht eine Ausnahme. Die Sepioiden sind auch offenbar erst durch die sekundäre Umgestaltung ihres Schalenapparates zum benthonischen Leben befähigt worden.

1801 [= *B. Pavillosus* Montfort 1808 = *B. pavillosus* Schloth. (part.) = *B. mucronatus* Schloth. 1813. 1820 = *B. mucronatus* Blainv. 1827 = *Belemnitella mucronata* d'Orb. 1845. p. 426. Taf. 33. Fig. 1—6] gelten. Dieselbe ist nach *Belemnites conicus* Breyn 1732 aufgestellt, welche p. 44. Taf. 8. Fig. 1—7 sehr gute Figuren von *Belemnitella mucronata* enthält. Diese müßte also eigentlich *Belemnites pavillosus* Lam. heißen. Doch wollen wir den viel gebrauchten Namen *Belemnitella* d'Orb. stehen lassen, obwohl wir die Familie nach der legitimen Bezeichnung, ebenfalls der Tradition zuliebe, aufführen. Belemnites [weiterhin abgekürzt als *B.*] gilt im Folgenden als Sammelname für alle Belemnitidae, von denen ohnehin oft die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Gattung fraglich ist.

Belemnitenrostren sind natürlich schon in ältester Zeit gefunden worden. Der Name *Belemnites* stammt von Agricola 1546. Lister brauchte ihn 1678 zuerst als Gattungsbezeichnung. Sein „*B. niger*" ist zur Gattung *Passaloteuthis* zu stellen und später meist mit *B. pavillosus* Schloth. identifiziert worden, freilich wohl zu Unrecht.

Die Deutungen, die für die relativ häufigen Versteinerungen in älterer Zeit gegeben worden sind, haben kein wissenschaftliches Interesse. Sie galten als „Donnerkeile", Bernsteinzapfen, Tropfsteine, Seewalzen, Dornfortsätze, Säuger- und Fischzähne, „Seeröhren", als erstarrter Urin des Luchses (Penisknochen) usw. Ehrhardt scheint zuerst (1724) die Übereinstimmung des Phragmocons mit Nautiliden und Ammoniten erkannt zu haben. Die Verwandtschaft mit Sepia (Rostrum) konnte nicht so deutlich hervortreten. Immerhin ist sie schon von Theophrast behauptet worden und Blainville zählt (1827) 81 ältere Autoren auf, die diese Meinung bestätigen. Gute Gründe dafür bestanden eigentlich kaum, und es kann sich also dabei nicht um eine wissenschaftlich gesicherte Anschauung handeln. Der Bau des Phragmocons wies ja eher auf die Orthoceren hin. Noch weniger war der allgemeine Decapoden-Charakter augenscheinlich. Denselben erkannte mit Sicherheit erst Voltz, der sich darüber 1830 Jahrb., p. 185) äußert: „Die Belemniten stehen so bestimmt den Decaceren (Blv.) nahe, daß man sie mit ihnen vereinigen muß. Es sind doch gewiß schwimmende, wie die Nautilen wohl Gastropoden-ähnliche Cephalopoden gewesen sind". Einen Beweis für die Dibrachiatennatur der B. sah man seit Buckland 1836 im Vorkommen eines

Tintenbeutels (vgl. p. 176). So findet man eine entsprechende Randbemerkung von H. G. Bronn 1836 (Jahrb., p. 40). Er entdeckte auch im Muschelkalk fossile Sepia (Tinte) mit Rhyncholithen zusammen, „die ebenfalls von nackten Tieren (d. h. Dibranchiaten!) herstammen dürften." Die Schlußfolgerung ist zwar z. T. unrichtig; die Rhyncholithen gehören zu Tetrabranchiaten und haben nichts mit der Tinte zu tun. Aber im Prinzip ist die Überlegung bemerkenswert (vgl. p. 24). Noch Quenstedt (1849) bestritt aber beharrlich, daß die Belemniten einen Tintenbeutel besaßen, und damit als „nackte Cephalopoden" d. h. Dibranchiaten zu gelten haben. Die vielen Bäume verdeckten ihm den Wald; über der ungewöhnlichen Kenntnis des Einzelnen entgingen ihm die allgemeinen Zusammenhänge. (Vgl. p. 173.)

B. Diagnose.

Belemnitidae sind mäßig schlanke, oft fast plumpe Belemnoidea mit zungenförmigem Proostracum, deren Rostrum eine konzentrisch geschichtete und zugleich radialfasrige Struktur zeigt, d. h. durch regelmäßige Abwechslung in der Apposition dichter, dünner Lamellen und querstrahliger (prismatischer) Zwischenschichten entstanden sein muß (vgl. *Coeloteuthis* p. 111.)

Wir geben zunächst einen Überblick des fossilen Materials in allgemeiner Beleuchtung, um daran eine eindringlichere Betrachtung des Einzelnen zu knüpfe nund stückweise ein lebendiges Bild zu entwerfen.

In der großen Mehrzahl der Fälle ist uns nur das Rostrum der ausgestorbenen Belemnitenarten erhalten geblieben. Seltener kommen dazu Teile der Scheide mit der kegeligen Vertiefung („Alveole"), in welcher der Phragmocon steckte[1]) (vgl. v. 175). Die hintersten Partien der Kammerschale können darin erhalten geblieben sein, während weiter vorn liegende in der Regel herausgebrochen oder -gelöst sind. Ganz ausnahmsweise sind Phragmocone mehr oder weniger ganz mit dem Rostrum vereinigt, zu finden und in wenigen Exemplaren kennt man sogar die Pro-

1) Natürlich ist es nicht richtig, die Bezeichnung „Alveole" für den Phragmocon, der die Höhlung ausfüllt, zu verwenden; ältere Autoren nannten diesen auch „Alveolit". Auf die schwankenden Begriffe und Termini in der Morphologie der Belemnoiden sei hier nur im allgemeinen aufmerksam gemacht. Wir sehen eine unserer Aufgaben darin, dieselben zu präzisieren und den Sinn technischer Ausdrücke wenigstens für unsere Sprache eindeutig festzulegen.

ostraca im Zusammenhang mit diesen Teilen (Fig. 87). Häufiger sind die ab- oder herausgefallenen Phragmocone großer Arten, doch fehlt ihnen stets das zarte Hinterende. In besonders günstigen Fällen findet man mit den isolierten Kammerschalen das Proostracum vereinigt und im Abdruck oder in schaligen Resten erhalten (vgl. Fig. 63 f u. 65 a.) Die Zusammengehörigkeit solcher Teile mit dem Rostrum ist dann schwer festzustellen und Hypothesen darüber bleiben meist unbegründet (vgl. p. 177). Am sichersten bekannt ist der Zusammenhang aller drei Hauptteile (durch direkte Beobachtung) bei *B. Brughieri* Miller aus dem unteren Lias γ (Fig. 66) und *Bel. Puzosi* d'Orb. aus dem Oxfordthon (Fig. 87). Von dem ersteren ist einigermaßen deutlich das ganze Tier im Zusammenhang, von dem letzteren wenigstens die Schale erhalten und beide können im Einzelnen durch direkte Beobachtungen an Fragmenten in hohem Maße ergänzt werden. Diese beiden Petrefakte sind umso wertvoller für unsere speziellen Rekonstruktionen, als sie außerdem auf Grund wohlbegründeter Schlußfolgerungen aus der Schalenstruktur weitgehend (p. 168) verallgemeinert werden dürfen. Beiderlei Grundlagen sind natürlich in der Konstruktion des Belemnoidentypus (p. 167) bereits verwertet worden, so daß auch die aus diesem direkt erschlossenen Vorstellungen indirekt auf dieselben Tatsachen zurückgehen.

C. Über die äußeren Formunterschiede der Belemnitenrostren.

Wir beginnen unsere nähere Betrachtung mit den am häufigsten vorkommenden Bruchstücken des Belemnitentieres, den Rostren. Schon der allgemeine Umriß eines Belemnitenstachels kann ein sehr verschiedenes Bild bieten: Die Ausgangsform ist ein kurzer Kegel *(B. acutus)*. Derselbe kann bei jüngeren Typen sehr lang und schlank *(B. acuarius)* und dabei im mittleren Teil zylindrisch werden *(B. Puzosi)*, gegen das Ende spindel- bis keulenartig anschwellen *(B. clavatus)* und in seitlich zusammengedrückte, oft abenteuerliche Formen (Duvalien) übergehen. Dazwischen finden sich alle Übergänge.

Diese weitgehenden Unterschiede dürfen in ihrer biologischen Bedeutung nicht überschätzt werden. Wenn man die Fig. 67, 71 und 72 betrachtet, erkennt man im Rostrum den Skeletteil eines relativ geringen Terminalfortsatzes, den wir als Schutz- und Gleichgewichtsorgan (p. 192) gedeutet haben. Seine spezielle Form ist

gewiß weniger wichtig als sein Massenverhältnis zum Phragmocon, das eine wagrechte Schwimmlage garantieren kann oder nicht (loc. cit.). Umso mehr gilt das von der sekundären Ausbildung der äußeren Oberfläche. Die Risse, Rinnen, glatten Längslinien, Gefäßeindrücke, Schlitze, eine feine Zuspitzung oder Abstumpfung können für das Tier direkt nur äußerst geringen Belang gehabt haben. Dementsprechend dürfen sie auch für sich allein als systematische Kennzeichen nicht zu hoch bewertet werden. Vom paläozoologischen Standpunkt ist z. B. eine Unterscheidung von Familien bzw. Unterfamilien auf Grund eines etwas abweichenden Verlaufes blasser, meist kaum wahrnehmbarer Längslinien durchaus zu ver-

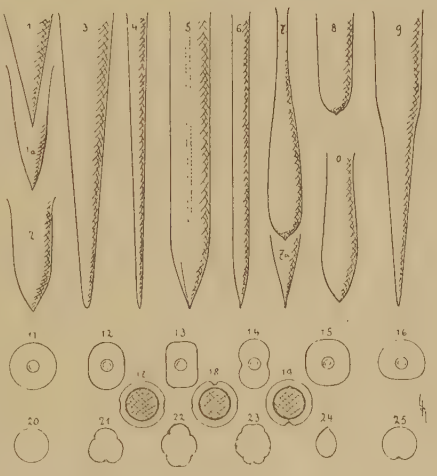


Fig. 69. Schemata zur Morphologie der Belemnitenrostren. *1*—*10* Seitenansichten (v. rechts), *11*—*16* Querschnitte hinter der Alveole, *17*—*19* Querschnitte des Alveolarteiles, *20*—*25* Querschnitte der Spitze.

1 Gerader Kurzkegel. (*B. dens* Phill. [v. *Coeloteuthis*]).
1a Bauchiger Kurzkegel (*B. Engeli* Werner [v. *Nannobelus*]).
2 Kurzer Walzenkegel (*B. breviformis* Voltz [v. *Brachybelus*]).
3 Langkegel (*B. tripartitus sulcatus* Quenst. [v. *Salpingoteuthis*]).
4 Stabkegel (*B. acuarius gracilis* Quenst. [v. *Salpingoteuthis*]).
5 Pfahlform (*B. paxillosus* Schloth. [v. *Passaloteuthis*]).
6 Stabform (*B. porrectus* Phill. [v. *Cylindroteuthis*]).
7 Stumpfkeulenform (*B. clavatus* Schloth. [v. *Hastites*]).
7a Spitzkeulenform (*B. hastatus* Blainv. [v. *Hibolites*]).
8 Fingerform (*B. irregularis* Schloth. [v. *Dactyloteuthis*]).
9 Bauchige Lankegelform (*B. gig. ventricosus* Quenst. [v. *Megateuthis*]).
10 Kurzkeulenform (*B. compressus* Stahl [v. *Pleurobelus*]).
11 Kreisrund (*B. acutus* Miller [v. *Nannobelus*]).
12 Komprimiert (*B. compressus* Stahl [v. *Pleurobelus*]).
13 Kompr. rechteckig (*B. exilis* d'Orb. [v. *Rhabdobelus*]).
14 Kompr. zweiteilig (*B. bipartitus* Blainv. [v. *Pseudobelus*]).
15 Subquadratisch (*B. Zieteni* Werner [v. *Brachybelus*]).
16 Plattbauchig (*B. ventroplanus* Voltz [v. *Gastrobelus*]).
17 Vertiefte Seitendoppelfurchen (*B. nititus* Phill. [v. *Cylindroteuthis*]).
18 Dorsale Alveolarfurche (*B. conophorus* Opp. [v. *Conobelus*]).
19 Ventrale Alveolarfurche mit anschließendem Schlitz und dorsalem Kiel der Conothek (*B. mucronatus* Schloth. [v. *Belemnitella*]).
20 Rundspitzig (*B. acutus, clavatus*).
21 Dorsolaterale und ventrale Spitzenfurche (*B. tripartitus sulcatus* Quenst.) (wie *3*).
22 Dazu auch ventrolaterale Spitzenfurche (*B. quinquesulcatus* Blainv. [v. *Megateuthis*]).
23 Dazu auch dorsale und accessorische Spitzenfurchen (*B. giganteus crassus* Werner, *ibid.*).
24 Spitze komprimiert, mit dorsalem Kiel (*Acroteuthis apicicarinata* Stolley).
25 Ventrale Spitzenfurche (*B. Puzosi* d'Orb. [v. *Cylindroteuthis*]).

werfen. Darin kann auch E. Stolley trotz aller Anerkennung sorgfältigsten Studiums nicht recht gegeben werden (v. 1919, p. 51). Dagegen ist seine überschauende Analyse der verschiedenen Skulpturen, die auf Belemnitenrostren vorkommen, außerordentlich verdienstvoll. Wie nötig sie war, zeigt die ganze Literatur. Ich folge darin dem angezeigten Wege.

1. Die Spitzenfurchen. Während manche der ältesten Liasbelemniten völlig glatte, im Querschnitt runde Spitzen zeigen, treten auf den Enden der meisten jüngeren mehr oder weniger deutliche Längsfurchen auf, die gegen vorn rasch verstreichen. Insbesondere kann man dorsolaterale und ventrale Apikalfurchen in weiter Verbreitung unterscheiden (Fig. 85). (Dorsale, ventrolaterale sowie überzählige Zwischenfurchen kommen mehr vereinzelten Arten zu und sind geringer als die genannten zu werten.) Vielfach beschränken sich diese Gebilde ganz auf das Hinterende. Doch können sie sich bedeutend verlängern und sekundär die Gegend der Alveole erreichen, wodurch sich die Scheidung von den anderartigen, unter 2 und 3 zu behandelnden Furchen verwischen muß. (Vgl. Fig. 89 a—c.)

Die Bedeutung der Spitzenfurchen für das Tier ist sicher minimal einzuschätzen. Ich nehme an, daß die Umhüllung der Rostren derbhäutig oder sehnig gewesen und vielleicht durch Bänder verstärkt worden sei. Diese Teile dürften in den Spitzenfurchen ihre Insertion gefunden haben. Der Umstand, daß völlig zerbrochene Rostren (vgl. Duval-Jouve 1842, Taf. 10, sowie unsere Fig. 82), statt abzufallen, wieder zusammenheilten, läßt eine kräftige Umhüllung mit Sicherheit annehmen.

2. Die seitlichen Doppelfurchen. Viel konstanter und allgemeiner verbreitet sind die meist sehr flachen Furchen, die dem größten Teil der gestreckten Rostren seitlich entlang laufen und bei guter Erhaltung meist doppelt ausgebildet sind, als Begrenzung eines schmalen vertieften Bandes. Wir studieren sie am besten da, wo sie am deutlichsten nachgewiesen sind, nämlich bei der Gattung *Belemnitella* (Fig. 70). Bei derselben erreichen die etwas dorsal verschobenen „Seitenstreifen" eine Breite von 3—4 mm und zeigen eine komplexe Beschaffenheit: Der eigentliche Streifen reicht weit über die Alveole nach vorn, wobei er sich dorsalwärts verschiebt, während er hinter der Alveole uneben wird und bald verstreicht. Seine obere Begrenzung erscheint als feine Doppelfurche, die untere ist einfach und sehr flach, von einer niedrigen

Längsleiste begleitet. Das Ganze ist ein gestreckter Striemen mit sehr flacher mittlerer Impression und kann nur in folgender Weise morphologisch gedeutet werden: Straffe Bänder, vielleicht zum Teil muskulöser Natur, begleiteten seitlich den Übergang von Alveole zum Rostrum und hinterließen durch ihren beständigen Druck, infolge Wachstumshemmung, diese Streifen. Dieselben laufen nach vorn unverkennbar in der Richtung aus, wo die vergleichende Betrachtung der rezenten Decapoden uns den Flossengrund vermuten läßt (Fig. 62 u. 67). Nun ist dieser (p. 34) der Schale primär gelenkig aufgesetzt und zwar durch eine längs gestellte verknorpelte Gleitfläche. Durch Hautmuskeln kann dieselbe nach vorn und hinten gezogen werden. In den Seitenstreifen sehen wir nichts anderes als die Eindrücke dieser Muskeln, die im hinteren Teil in sehnige Bänder, im vorderen in die Unterlage der Flossenknorpel übergehen mögen.

Vielfach werden die Seitendoppelfurchen sehr flach oder äußern ihre virtuelle Existenz sozusagen nur noch indirekt: Man findet an ihrer Stelle eine minimale Abflachung, matte oder glänzende Längsstreifung, zu deren sicherem Erkennen man eine bestimmte Beleuchtung, Anhauchen oder Benetzung nötig hat. Nur bei Rostren mit deutlichen Korrosionsspuren verschwinden die letzten Andeutungen dieses dem typischen Bau der Weichteile entstammenden Charakters.

3. Die Gefäßeindrücke. Bei manchen Belemnitenrostren, insbesondere denen von *Belemnitella mucronata* und *Actinocamax* (s. dort), strahlen von den Seitenstreifen nach hinten, oben und unten wenig regelmäßige, verzweigte Furchen aus, die offenbar Gefäßeindrücke darstellen und bei B. auf der Ventralseite ein feines anastomosierendes Netz bilden. Sie stellen bei genauer Betrachtung nicht die Fortsetzung der Streifen im Ganzen dar und gehen meist nicht in deren einzelne Furchen über. Die Stämme, aus denen die betreffenden Seitengefäße ausgingen, waren ganz augenscheinlich nicht die Erzeuger dieser Streifen selbst, sondern ihnen bloß längs zugeordnet. — Nun kennen wir ein ähnliches Verhalten sehr wohl vom Flossengrund rezenter Decapoden. Stets laufen demselben dorsal und ventral Gefäße, besonders (Venen) entlang und darüber hinaus, die sich in ähnlicher Weise verbreiten, freilich nicht auf dem (fehlenden oder rudimentären) Rostrum, wohl aber auf anderen Schalenteilen und dem Muskelmantel, auf deren Außen-

seite sich der Flossengrund hier verschoben hat (vgl. auch *Belopteridae* p. 54—57).

4. Die medialen Alveolarfurchen. Von all diesen Vertiefungen wohl gesondert sind die Furchen, welche ihren Ursprung anscheinend in der Gegend der Alveole haben, wenn sie auch von hier aus mehr oder weniger weit nach hinten ausstrahlen können. Wir unterscheiden eine fast ganz auf die „Dilatati", d. h. unsere *Duvalinae* (s. dort) beschränkte „dorsomediale Alveolarfurche" und eine sehr verbreiterte ventromediale („Ventralkanal"). Die letztere pflegt am Ende des Phragmocons am stärksten zu sein, nach vorn und hinten allmählich zu verstreichen. Nach ihr war wesentlich die Gruppe der „*Gastrocoeli*" d'Orbignys gebildet; typisch ist sie für die ganze Unterfamilie der *Belemnopsinae* (s. dort).

Wie bereits festgestellt, können die ventralen Spitzenfurchen sich bis in die Gegend der Alveole fortsetzen; ja ich glaube, daß dies als Ausgangspunkt anzunehmen ist für die Entstehung der eigentlichen Alveolarfurchen (man vgl. Fig. 89). Speziell bei den *Cylindroteuthinae* gibt es Belemnopsis-artige Rostra, bei denen die Ventralfurche von der Spitze bis zur Alveole reicht und erst hier verflacht und ausläuft (vgl. auch Fig. 88). Bei den *Belemnopsinae* konzentriert sich die Furche fortschreitend im Alveolarteil und ruft hier anscheinend erst die besonderen Differenzierungen des Rostrums hervor, die für die Unterfamlie kennzeichnend sind (Fig. 70, 89). Das eigentümliche der echten Alveolarfurchen[1]), die meist nicht ganz bis zur Spitze reichen, besteht nämlich nicht in ihrer bloßen Lagebeziehung, sondern darin, daß sie mit den sogenannten Alveolarschlitzen in Zusammenhang stehen. Diese eigentlich bereits zum inneren Bau des Rostrums zu rechnenden Bildungen müssen daher hier besprochen werden.

5. Sogenannte „Alveolarschlitze". Mit den Alveolarfurchen der *Belemnopsinae* (s. dort), die längs der Alveolen als scharfe Rinnen heraufziehen, sind nämlich, wie es scheint, immer Gebilde mehr oder weniger problematischer Natur verbunden, welche diese Unterfamilie eindeutig kennzeichnen: Dieselben werden im allgemeinen erst durch die mediane Spaltung, die hier sehr leicht gelingt, augenscheinlich und äußern sich zunächst darin, daß die Spaltebene,

1) Das gilt anscheinend auch für die dorsalen, jedenfalls bei Dicoelus (s. d.). Man vergleiche darüber Lissajous 1915, Taf. 1, Fig. 2, wo ein Schlitzfeld sowohl dorsal als ventral auftritt und natürlich in gleicher Weise aufzufassen ist.

die sonst eine rauhe Bruchfläche darstellt, zwischen Alveole und Alveolarfurche durchaus glatt und manchmal glänzend ist und in dieser Form einen scharf umgrenzten Bezirk einnimmt, dessen Umriß für die einzelnen Gattungen oder Arten spezifisch ist. Auf dem einen oder anderen der Halbstücke kann eine kreidige Schicht diese Fläche bedecken, die offenbar vor der Spaltung hier das Rostrum durchquert hat. Man hat darin eine besondere Lamelle des Ostracums sehen wollen. Sicher ist, daß die Rostrumlagen hier unterbrochen sind, wenn sie auch auffallenderweise, als ob sie haardünn durchsägt wären, beiderseits aufeinander passen (vgl. Fig. 89 f_1).

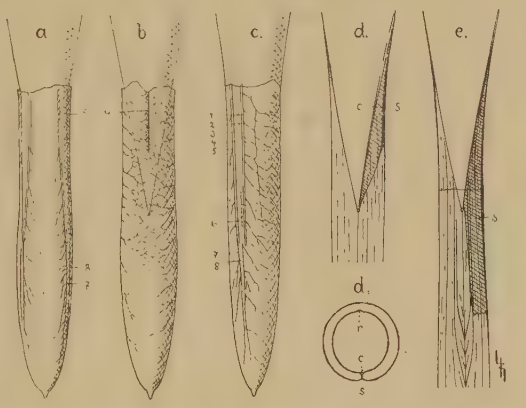


Fig. 70. Rostren verschiedener *Belemnopsinae* zur Erläuterung der allgemeinen Morphologie des *Bel.*-Rostrums.
a—d Belemnitella mucronata aus der Kreide bei Lüneburg mit ergänztem Phragmocon.
a Dorsalansicht, *b* Ventralansicht, *c* Seitenansicht.
Man erkennt die aufgesetzte Spitze, die zahlreichen Gefäßeindrücke, von denen die mit *7* und *8* bezeichneten Hauptgefäßen angehören. Wichtig ist ihr Verhalten zu den Seitenstreifen, die als Ganzes flache, gestreckte Eindrücke darstellen. *1* ventrale Begrenzungsleiste, *2* ventrale Furche, *3* mittlere, sehr flache Furche, *4*, *5* doppelte dorsale Furche, *6* Endteil des eigentlichen Seitenstreifens, wo die Gefäßeindrücke unregelmäßig quer herüber laufen, *7*, *8* Hauptgefäßfurchen, *9* Ventralfurche mit Alveolarschlitz.
d Auf dem Medianschnitt wird derselbe (*s*) im ganzen Umfang sichtbar. Man sieht ihn bis zum Phragmocon vordringen. Doch erreicht er in Wirklichkeit die Conothek (*c*) nicht, sondern bleibt von derselben durch eine besondere Differenzierung der Scheide geschieden, die sich bei d_1 im Querschnitt zeigt. (In der Aufsicht vom Binnenraum der Alveole her findet man sie als eine feine Doppellinie, die den Sipho einzuzeichnen scheint; man kann sie aber leicht herausprengen und findet dann eine eingekeilte Längsleiste von Scheidensubstanz.)
e zeigt einen entsprechenden Längsschnitt durch *B. hastatus*. Der Schlitz (*s*) reicht hier weit nach hinten, die Rostrumlamellen wie bei *d* und Fig. 89 f_1 durchschneidend. Das Hinterende erscheint stets unsicher begrenzt.

6. Typische Korrosionsformen. Bei einer Reihe von Belemniten waren gewisse Stellen der Rostren und Scheiden wenig widerstandsfähig und wurden daher meist rasch zerstört. Dadurch können eigentümliche Bildungen zustande kommen, und die ursprüngliche Gestaltung verdunkelt werden. Das bekannteste Beispiel für solches Verhalten liefert die Gattung *Actinocomax* (Fig 92). Bei dieser war es die vor dem eigentlichen Rostrum liegende

Alveolarscheide, die fast immer zerstört und abgetragen wurde, ehe die Belemniten eingebettet waren. Dabei entstanden entweder erweiterte „Pseudoalveolen" von typischer Gestalt, wie z. B. bei *A. quadratus* eine solche von viereckigem Querschnitt. Oder es wurden auch die äußersten und hinteren Teile der Scheide abgetragen und der vorderste Teil des Rostrums angegriffen, so daß die Stelle der Anfangskammer nun auf einer ebenfalls typisch geformten kegelartigen Erhabenheit liegt (*A. verus*). Solche Bildung zeigen auch die Vorderenden anderer Belemnitenrostren (z. B. *Neohibolites Ewaldi*).

Auch andere Typen von Rostren zeigen eine weniger regelmäßige Korrosion des Vorderendes. (Vgl. darüber z. B. Quenstedt 1849, p. 444). Insbesondere gilt das von manchen jüngeren Hiboliten, z. B. *subfusiformis* Rasp.

Oft geht die Alveole dabei völlig verloren, was z. B. Blainville veranlaßte, deren natürliches Fehlen für gewisse Arten anzunehmen (daher *Pseudobelus* s. dort). In anderen Fällen entstehen vertiefte Pseudoalveolen, da die Umgebung des hinteren Phragmoconteiles weniger solid ist. Solches beobachtet man bei manchen *Cylindroteuthinae* (Fig. 71 e). Besonders auffallend wird dieses Verhalten, wenn das Jugendrostrum, d. h. die Axe des Stachels, besonders fest gebaut ist, und dann nach Abtragung der Umgebung frei in die Pseudoalveole hineinragt (Stolley 1911, p. 186, Fig. 1).

Nach Stolley (1919, p. 22) zeigen die norddeutschen Stücke des *B. araris* Dum. regelmäßig mediodorsale Längsrisse, die bis auf die Alveole gehen können: Sie sind offenbar durch Zerstörung der Schalenlamellen entstanden, welche in ungleicher Weise klaffende Ränder bilden, auf den ersten Blick an Duvalien erinnernd.

Andere Strukturen der Oberfläche von Belemnitenrostren haben mehr speziellen Charakter: Feine Kiele, nahe der Spitze oder von dieser aus nach der Alveole streichend, sind mehrfach beobachtet, ebenso von der Spitze ausgehende feine Längsrillen, die accessorische Spitzenfurchen vortäuschen können.

Die Oberfläche der intakten Rostren ist meist glänzend glatt und man hat manchmal den Eindruck, als ob eine besondere Kutikula den letzten Überzug bilde. Vielfach ist dieser Charakter aber durch chemische oder physikalische Agenzien, vor oder nach der Einbettung zerstört worden und die Belemniten sehen matt aus, auch wenn sie keine unverkennbaren Defekte aufweisen. Doch können auch diese für einzelne Arten kennzeichnend sein, indem

sie eine von Haus aus geringere Festigkeit bestimmter Teile oder einen spezifischen Chemismus des Materials verraten bzw. eine Besonderheit des Vorkommens und Einbettungsmediums. Manche Belemniten scheinen von Natur eine granulierte oder leicht gerunzelte Oberfläche zu besitzen (vgl. Huxley 1864, über *B. elongatus*).

D. Über die Entwicklungsgeschichte des Belemnitenrostrums.

Schon Quenstedt 1849 war es bekannt, daß die Schalenlagen eines Belemnitenrostrums sich nicht gleichmäßig von innen nach außen folgen (Fig. 71). Er fand in der Axe, an die Anfangskammer anschließend, den „kleinen Belemniten", den er als die Jugendform („Embryo") ansah, ohne ihm ein genaueres Studium zu widmen oder eine scharfe Abgrenzung zu versuchen. Spätere Beobachter erkannten die Fortsetzung des „kleinen Belemniten" in den Anfang des „Axenfadens" der späteren Teile und bezeichneten auch wohl das ganze Gebilde als „Embryonalfaden" (vgl. Stolley 1919, p. 8). Es findet sich stets auf wohlgelungenen Medianschliffen gut erhaltener Rostren (Fig. 71 p) und ist natürlich als die erste Anlage derselben zu betrachten. Ob es embryonal oder postembryonal angelegt wurde, wissen wir nicht. Rezente Decapoden mit wohl ausgebildetem, verkalktem, aber doch kleinem Rostrum (Sepien) zeigen beim Ausschlüpfen erst eine höckerartige Anlage des späteren Dorns. Bei Belemniten mochte dieselbe schon auf diesem Stadium etwa stärker entwickelt sein, doch ist ein spitz ausgezogenes, verlängertes Gebilde an dieser Stelle bis zur Reife der Embryonen ausgeschlossen, da ein solches unmittelbar[1]) zum Verlassen der Eihüllen führen mußte. Die Art, wie das als „Primordialrostrum" zu bezeichnende Gebilde in die Scheide überging, war bei den mir zugänglichen Präparaten nicht genauer zu verfolgen, doch dürfte dies in typischer Weise (Fig. 72) geschehen sein. Der Zartheit der ersten Scheidenteile wegen müßten Dünnschliffe zur Untersuchung herangezogen werden. Jedenfalls aber sind zur Zeit der Ausbildung des etwa kegelförmigen Primordialrostrums eine ganze Reihe von Luftkammern anzunehmen, und die Scheide nicht auf die Anfangskammer beschränkt zu denken. Das Primordialrostrum setzt sich weiterhin in den zarten Axenfaden

1) Die Embryonen der Cephalopoden leben in einem zarthäutigen blasenartigen Chorion. Zu dessen Durchstoßung bilden manche Formen eigene Endstachel aus (p. 98). Stets verlassen die reifen Jugendformen die Eihüllen mit dem Hinterende voran. Vgl. Naef, Cephalopoden, Bd. II, Kap. Sepiolidae u. Octopoden.

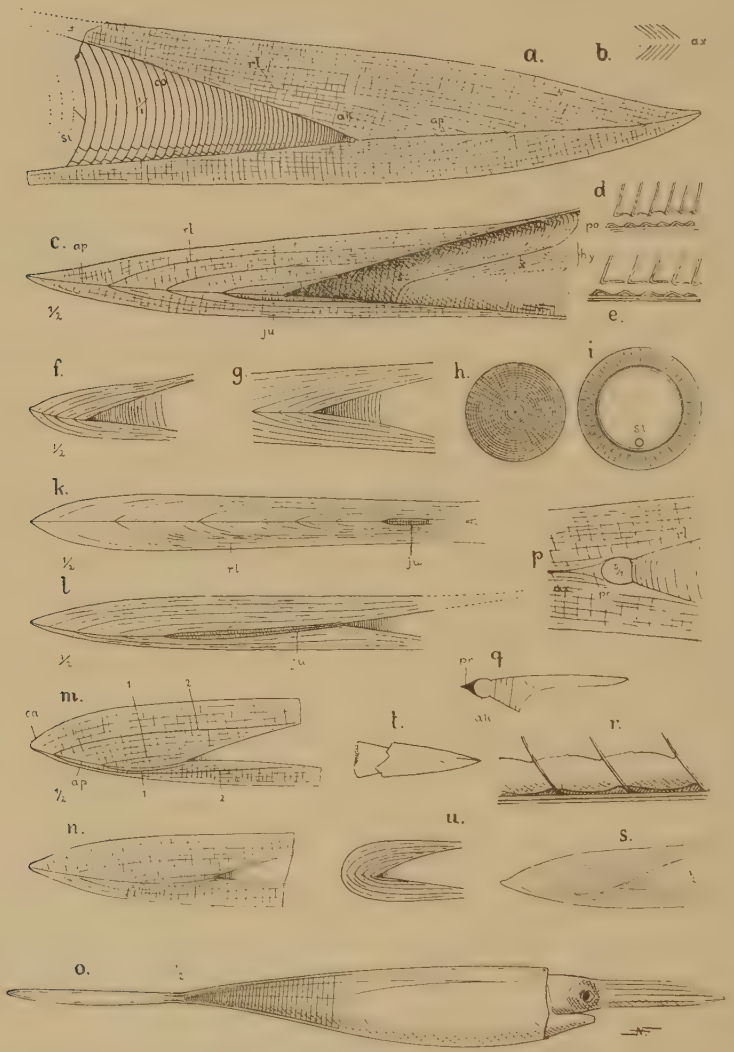


Fig. 71. Bau und Entwicklung der Belemnitenrostren.

a Homaloteuthis spinata (Quenst.) aus dem braunen Jura bei Aalen. Original in der bayrischen Staatssammlung (Lehrsammlung), in natürlicher Größe gezeichnet. Medianschliff. Die innersten Lagen des Rostrums sind vielleicht nicht ganz genau, so daß das Jugendrostrum zu schlank erscheint.

b Pachyteuthis abbreviata (Miller) nach Phillips 1870, Taf. 35, Fig. 92. Zone der Apicallinie. Die Lamellen sind in deren Bereich undeutlich, was eine besondere Beschaffenheit des „Axenfadens" annehmen läßt (*ax*). Stark vergrößert.

c Passaloteuthis sp. („*B. tripartitus* Schloth") nach d'Orbigny (Pal. fr. jur. Taf. 5, Fig. 8). Oberer Lias. Etwas korrigiertes Halbstück. Einzelne Rostrumlamellen sind besonders hervorgehoben; in der Alveole sieht man vor den erhalten gebliebenen Septen (*Se*) die Zuwachsstreifen der Conothek. Dieselbe ist schräg von unten gezeichnet, so daß man an der Mittelplatte des Proostracum den größeren Teil der Breite erkennt. Eine Zuwachs-

linie (*x*) ist besonders hervorgehoben, so daß der Umriß der Jugendschale samt zugehörigem Jugendrostrum herausgelesen werden kann. Der Grad der Genauigkeit ist fraglich.

d Brachybelus Gingensis (Oppel) nach Phillips 1864, Taf. 5, Fig. 11. Medianschliff des Sipho, interpretiert durch leichte Korrektur.

e Ebenso, für *B. vulgaris* (Y. et B.) nach Phillips, p. 22.

f B. insculptus (Phill.) nach Phillips, p. 46.

g Megateuthis gigantea bzw. *quinquesulcata* (Hartm.). Nach verschiedenen Stücken kombiniert (vgl. Quenstedt 1843, Taf. 28, Fig. 7). Man beachte die *Coeloteuthis* und *Nannobelus*-Form des Jugendrostrums! Dogger *α*.

h Typischer Querschnitt eines Belemniten hinter der Anfangskammer.

i Ebenso, in der Gegend der Alveole. Man unterscheide die Porzellanschicht (gestrichelt) und Perlmutterschicht (weiß) des Proostracums!

k Hibolites hastatus (Blainv.) aus dem weißen Jura *β* von Treuchtlingen. Original in München. Das Jugendrostrum (Stolleys „Embryonalrostrum") besonders hervorgehoben.

l Oxyteuthis spec. Ebenso gezeichnet. Nach Stolley 1911, Taf. 9, Fig. 2. Leicht korrigiert durch Eintragung der natürlichen Zuwachslinien. Das Jugendrostrum soll nur die Anfangskammer erreichen und schüsselförmig umfassen. (?) Sicher ist es auch in die Phragmoconscheide fortzusetzen, was allerdings bei ihrer Beschaffenheit schwer zu kontrollieren ist.

m Pachyteuthis (Acroteuthis) apicicarinata Stolley, aus dem unterem Neocom bei Braunschweig, mit ähnlichem, aber kürzerem, wenig bestimmt heraustretendem Jugendrostrum (*l*). Ein späteres Stadium (*2*) tritt dagegen sehr scharf bei allen Individuen hervor und bezeichnet demnach eine zweite natürliche Etappe der Entwicklung.

n P. (A.) Ohlmannensis Stolley, aus dem oberen Mittelneocom bei Braunschweig. Hier ist die zweite Etappe der Entwicklung stark verwischt. Die punktierten Teile in der Umgebung der Anfangskammer sind mazeriert und lassen erkennen, daß in der Tat der solide Teil des Jugendrostrums sich auf die Anfangskammer beschränkt, woraus sich wohl auch Stolleys Auffassung herleitet.

o Rekonstruktion des Tieres zum Jugendrostrum von c. Man wird ohne weiteres zugeben, daß ein solches Stadium kein Embryo sein konnte, sondern ein junges Tier, etwa am Ende der günstigen Jahreszeit des Geburtsjahres. Die Flossen sind nach Art der Fig. 67 einzusetzen.

p Halbschnitt am Phragmoconusende von *Hibolites hastatus* Blainv., nach d'Orbigny (Pal. fr. jur., Taf. 19, Fig. 6) ca. $^5/_1$. Man findet an der Anfangskammer hinten das wirkliche Primordialrostrum (*pr*), das sich in den Axenfaden (*ax*) fortsetzt und ein typischer Bestandteil aller untersuchten Rostren ist.

q Der Zustand der ganzen Schale beim Ausschlüpfen aus den Eihüllen ($^3/_1$ nat. Gr.); Rekonstruktion auf Grund der Bildung des typischen Schalenkernes.

r Sipho von *Hibolites hastatus* nach d'Orbigny (ibid. Fig. 7). Man unterscheidet deutlich die Kalk- und Chitinduten, wie bei Nautilus. Letztere sind punktiert.

s Halbschnitt durch *Brachybelus Gingensis* nach Phillips 1864, Taf. 5, Fig. 11.

t Odontobelus brevirostris (d'Orb.) aus Quenstedt 1858, Taf. 41, Fig. 22 von Boll, Lias *ζ*. Man vergleiche die Jugendrostren bei *g*!

u Dactyloteuthis (?) enigmaticus d'Orb. aus d'Orb. (Pal. fr. jur., Taf. 22, Fig. 1). Eine späte und problematische Form der *Passaloteuthinae* aus Oxfordmergel (Grenze Argovien). (Vgl. p. 238; vielleicht eher zu *Brachyteuthis.)*

si Sipho, *co* Conothek, *ak* Anfangskammer, *rl* Rostrumlamellen (Zuwachslinien), *ap* Apicallinie, *ax* Axenfaden, *po* Proostracum, *hy* Seitenplatte desselben („Hyperbelzone"), *x* Zuwachslinie der Conothek, *se* Septum des Phragmocons (die weiter vorn liegenden sind in der Figur weggelassen, wodurch die Jugendschale plastisch hervortritt), *ju* Jugendrostrum, *pr* Primordialrostrum.

Man vergleiche die vorläufige Mitteilung über die hier dargestellten Verhältnisse (Naef 1922, Eclogae).

Fig. 71 *v*. Spaltstück (median?) von „*Belemnites*" *obtusus* Blainv. nach d'Orbigny 1886 (Pal. univ. Taf. 77, Pal. étr. Taf. 37, Fig. 10). Vgl. *Diploconidae*.

fort, der als ein körperliches Element des Rostrums und nicht eine bloße Linie („Apikallinie") betrachtet werden muß[1]), wie manche Medianschliffe und längs gespaltene Stücke sehr deutlich zeigen. Jedenfalls wächst ja das Rostrum an der Spitze und das daselbst aufgelagerte Material scheint seinen Sondercharakter bei den echten Belemniten nicht zu verlieren bis zum Ende der Entwicklung. Dagegen zeigt die Hauptmasse des Rostrums die bekannte, ziemlich gleichbleibende Struktur: Tütenartige Conchinlamellen scheinen einander in regelmäßiger Folge aufgelagert und setzen apikal an den Axenfaden an. Sie erscheinen auf dem Querschnitt wie Jahrringe, dürften aber in kurzen Zwischenräumen erzeugt sein, ähnlich, wie wir es bei den rezenten Sepien beobachten können. Stets ist der Zwischenraum von Lamelle zu Lamelle von einer radialstrahligen Schalenmasse ausgefüllt, wenigstens im Bereich des Rostrums. Gegen die Scheide hin werden die Schalenblätter dichter und sind zuletzt ohne Dünnschliffe nicht mehr deutlich zu unterscheiden, während die Faserstruktur noch scharf hervortritt, besonders auf Bruchstellen. Die Scheide scheint dabei auch außerordentlich hart und fest zu sein. Die Oberfläche der inneren Rostrumlagen, also der jugendlichen Rostren, ist zuerst glatt und zeigt erst späterhin die spezifischen Differenzierungen der betreffenden Untergruppen (Rinnen, Schlitze usw.). Das Auftreten derselben läßt sich im Einzelnen schwer verfolgen, da ein Querschnitt natürlich die verschiedenen Lamellen in relativ ungleicher Höhe trifft.

Dagegen ist leicht festzustellen, daß das Wachstum kein durchaus stetiges ist. Schon bei den Liasbelemniten *(Passaloteuthinae)* können einzelne Lamellen stärker hervortreten als andere, bei denen des Malm und der Kreide *(Belemnopsinae, Cylindroteuthinae)* ist dies mit großer Regelmäßigkeit zu beobachten (Fig. 71 k, i). Insbesondere ist eine schlanke axiale Partie in ihrem vorderen Abschnitt recht scharf durch eine oder wenige stärker betonte, dickere Lamellen begrenzt und muß als das eine 2. Wachstumsperiode abschließende „Jugendrostrum" gedeutet werden. Den Nachweis dieses interessanten Gebildes verdanken wir E. Stolley 1911, der es als „Embryonalrostrum" bezeichnete. Das geht in Anbetracht der allgemeinen Bedingungen der Entwicklung (vgl. p. 103) nicht an. Solche 5—6 cm langen Belemnitenstachel können wir Decapoden-

1) An seinem besonderen Charakter dürfte es auch liegen, wenn es sekundär aufgelöst werden kann, so daß (*B. perforatus*) ein Längskanal entsteht.

embryonen nicht zuschreiben. Vielmehr nehme ich an, daß der Abschluß des ersten Jahres diese Grenze gesetzt habe. Oberflächenschwimmer, wie die Belemniten waren (p. 192), konnten vom Jahreszeitenwechsel gewiß nicht unabhängig sein. Bei manchen großen Formen (z. B. *Acroteuthis apicicarinata* Stolley) fand ich auch später wieder eine ähnliche Wachstumsgrenze (Fig. 71 m). Allzu schematisch darf man sich das Heraustreten des Jugendrostrums aus dem übrigen Teil nicht denken; im hinteren Abschnitt ist die Scheidung stets wenig bestimmt, wenn nicht völlig verwischt und im vordersten, nämlich in der Gegend der Anfangskammer, die schüsselartig umfaßt wird, verschwindet die scharfe Grenze ebenfalls. Man darf sich nicht vorstellen, wie Stolleys Figuren (Fig. 71 l) suggerieren, daß die Rostrallamellen an der Embryonalkammer abbrachen. Vielmehr müssen dieselben in typischer Weise in die Scheide, die immerhin recht dünn sein mochte, übergegangen sein. Genau zu verfolgen ist dieser Übergang freilich weder auf Stolleys Zeichnungen noch seinen Präparaten, soweit ich dieselben durch die Liebenswürdigkeit des Autors studieren konnte. Durchaus beipflichten muß ich demselben, wenn er (1919) die Benutzung der Jugendrostren als einseitiges Unterscheidungsmittel durch O. Abel (1916) zurückweist. In der von Stolley gekennzeichneten Form kommt ein gesondertes Jugendrostren weder dem *B. clavatus*, noch seinen weiteren Verwandten unter Liasbelemniten zu. Es stellt lediglich eine Wachstumsgrenze der jüngeren Belemniten dar, deren Schärfe vielleicht auch von Stolley etwas überschätzt worden ist. Manche sehr gute Stücke verschiedenster Arten zeigen sie nur recht verschwommen.

Ein allgemeineres Interesse gewinnen die Jugendrostren überhaupt, wenn sie in der Form von der definitiven abweichen, auch wenn sie völlig allmählig in dieselben übergehen.

Abel hat (1916) auf Grund der „Embryonalentwicklung" zwei „Familien" von Belemniten trennen wollen, was durchaus nicht angeht, wie schon Stolley 1919, vielleicht etwas scharf, betont hat. Denn die *Politeuthidae* Stolleys sind, abgesehen von *Rhopalobelus*, immerhin den „*Conirostriden*" Abels gleichwertig, während die anderen Gruppen, die Abel als *Clavirostridae* zusammenfaßt, vielleicht doch etwas engere Beziehungen haben könnten. Bei näherem Zusehen gibt es aber alle Übergänge von konischen zu zylindrischen bis zu keulenförmigen Jugendrostren, die wohl für die Kennzeichnung der einzelnen Gruppen wesentlich sind, aber nicht zu

grundlegenden Unterscheidungen, welche als ganz künstlich erscheinen, berechtigten. In der besonders scharfen Differenzierung des Stolleyschen „Embryonalrostrums", dessen Sondercharakter wir ohnehin abschwächen mußten, kommt ein Jugendrostrum entschieden nur den jüngeren Gruppen der Belemniten (p. 242 u. folgende) zu; fehlt dagegen bei den älteren Typen des Lias. Ein abschließendes Urteil ist heute über die systematische Verwertung dieses Merkmals noch nicht möglich.

Einige Umstände deuten darauf hin, daß die Rostren eine definitive Größe und Abgeschlossenheit ihrer Entwicklung erreichen. Die maximal ausgebildeten Stücke einer Fundstätte und Art findet man öfter glatt, glänzend, wie poliert, die jüngeren matt. Huxley (1864) findet bei *B. elongatus* eine Cuticula mit gerunzelter Oberfläche als Andeutung vollendeten Wachstums.

E. Phragmocon und Scheide.

Bei den älteren Autoren, auch Quenstedt und Voltz, findet man durchaus irrige Vorstellungen von der Größe des Phragmocons und der Fortsetzung des Periostracums auf demselben. So unterscheidet Voltz (1830) *Crassimarginati* und *Tenuimarginati*. Bei den ersteren sollte die kurze Alveole mit dickem Rand abschließen, bei den letzteren auf dem Kegel dünn auslaufen. In Wirklichkeit gibt es nur das letztere Verhalten, soweit unsere Anhaltspunkte reichen. Die Periostracumlagen setzen sich, immer weniger werdend, als dünne aber solide Phragmoconscheide bis zum freien Rande des Kegels fort und dürften auch das Proostracum überziehen. Dabei schließen sich die durch faserige Zwischenlagen getrennten Rostrumlamellen gegen vorn immer dichter aufeinander, wobei sie nach vorn abnehmend, doch im ganzen sehr wesentlich an der Beschwerung des Schulps (p. 192) beteiligt sind.

Es kann also keine Rede davon sein, daß die von Quenstedt u. A. als komplett erklärten Alveolen wirklich vollständig seien. Vielmehr ist da nur das Rostrum (im erweiterten Sinn, p. 176) ganz erhalten, das gewöhnlich vorn ebenfalls zerbrochen ist. Daß man an den isolierten Phragmoconen, bei denen das Rostrum abgebrochen ist, keine Reste der Scheide findet, haben wir oben erklärt (p. 176).

Die Phragmocone der Belemniten sind viel stumpfer als die der Aulacoceratiden. Ihr Profilwinkel beträgt, soweit meine Beobachtungen in Sammlungen und an selbst gesammelten Stücken

reichen (vgl. auch Werner 1912), 10—30°, in der Regel 16—27°. Doch variieren die einzelnen Arten stark, während gewisse Gattungen sich eng an ihre durchschnittliche Norm halten. Am besten ist es, den Winkel an angeschliffenenen Alveolen gut erhaltener Rostren zu messen. Doch geben auch wohl erhaltene größere Phragmocone selbst sicher verläßliche Resultate. Mit zerdrückten Kegeln ist in dieser Richtung nichts anzufangen.

Auch der Bau des Sipho ist nicht unveränderlich, sondern weist starke Verschiedenheiten auf, ohne daß ihre systematische

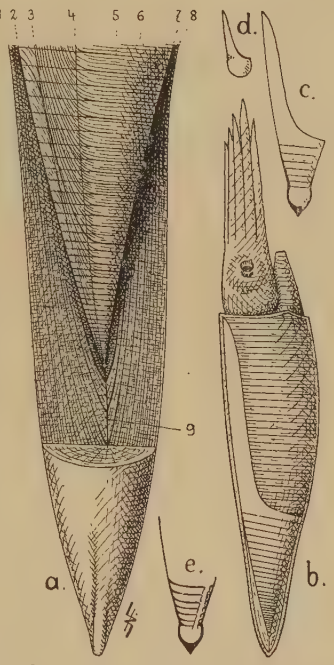


Fig. 72. Zur Rekonstruktion der Belemnitenschale. Die Entwicklung nach dem Vorgang von Voltz 1830 aus dem Bau des Rostrums und der Alveole, bzw. des Phragmocons erschlossen. *a Bel. quinquesulcatus* Blainville, in idealisierter Darstellung vielfach beobachteter Stücke. Die Figur lehnt sich an Phillips 1868, Taf. 24 an und zeigt die Scheide samt dem vorderen Teil des Rostrums gespalten, so daß die Zuwachslamellen sichtbar werden. Der Phragmocon ist ganz von der Conothek eingehüllt, an der man die Zuwachsstreifung ebenfalls verfolgen kann. Eine Zuwachslinie ist künstlich hervorgehoben und danach die Jugendschale der Fig. *b* herausgeholt. Bei dieser ist durch Anfügung des Muskelmantels an den freien Schalenrand zunächst der Mantelsack ergänzt, welcher samt der Schale von der Haut überzogen ist. Durch Einsetzug der typischen Bildung von Kopf und Trichter bei Decapoden ist ein Bild des Jugendstadiums zustande gekommen. Über die Flossen vgl. Fig. 67.
c stellt die Schale in dem Zustande dar, der beim Ausschlüpfen aus dem Ei erreicht sein mochte, als das Primordialrostrum eben angelegt war (p.203). *d* zeigt die Embryonalschale vor Anlage des ersten Septums, ein Stadium, wie es auch den Teuthoiden (Fig. 61a) noch zukommt.
e gibt den Medianschliff durch den Schalenkern, d. h. die Jugendschale des Stadiums *c* wieder. Der Anfangsblindsack des Sipho und der Prosipho sind punktiert, weil man sie nie erhalten findet. Sie müssen so, wie bei *Spirula* (Fig. 26), hinzugedacht werden.

Verbreitung zur Zeit genauer erkennbar wäre (Fig. 71). Bei den Brachybelus- und Megateuthis-artigen Formen ist er perlschnurartig; bei den *Belemnopsinae* mehr gestreckt, dem der Aulacoceratiden ähnlich. Die Septen stehen entschieden dichter als bei diesen (Fig. 95); die Kammern sind ein Viertel bis ein Zehntel so lang als breit. Die Conothek zeigt außer den Zuwachslinien feine Längslinien; das sind lineare Erhebungen, welche besonders in der Gegend der Seitenplatten hervortreten.

F. Das Proostracum.

Am wenigsten direkte Kenntnis haben wir vom Proostracum der Belemniten. Die Fig. 63, 87 u. 90 geben so ziemlich alles wieder, was davon wohlerhalten vorliegt. Auffallend ist die Übereinstimmung des isolierten Proostracums aus dem Lias (63 b) mit dem am Phragmocon sitzenden aus dem Malm (87). —

Eine beträchtliche Vermehrung erführen unsere Kenntnisse, wenn die Hypothese, auf der die Rekonstruktion der Fig. 90 sich aufbaut, zur völligen Gewißheit würde. Die erhaltenen Proostraca sind höchst zarte Blätter von verkalkter Schalensubstanz, deren Mittelplatte dünner als die Seitenplatten zu sein pflegt und mehrfach die Fiederstreifung zeigt, die wir auf Fig. 87 darstellen. Dadurch nähern sie sich im Bilde ganz auffallend den Schulpen der Prototeuthoiden (Fig. 41 a—c u. 42 b), mit denen sie ja zweifellos homolog sind.

Nirgends ist mit voller Sicherheit (wie bei *Acanthoteuthis speciosa*) der ganze freie Schalenrand direkt festgestellt. Und doch ist gerade dadurch erst die genauere Wiederherstellung des Tieres möglich. Dieser muß natürlich die des Schulps selber vorausgehen, was wesentlich in der sicheren Ermittlung des Umrisses besteht, nachdem die Teile einzeln für sich bekannt sind.

In Anlehnung an den typischen, spindelförmigen Mantelsack muß auch das Proostracum in der Längsrichtung gekrümmt gewesen sein. Da es nun im Verlauf der Entwicklung allmählich in die Conothek überging, mußte es auch eine Ventralkrümmung des Phragmoconendes bewirken, wie sie in der Tat bei allen Belemniten, wenn auch in sehr ungleichem Grade, zu beobachten ist. An die der Sepioiden reicht sie, wenigstens in den Anfangsteilen, nirgends heran; dafür braucht sie auch nicht nachträglich durch die Entwicklung des Rostrums gehemmt zu werden (vgl. p. 47). Denn das letztere ist sehr wohl imstande, durch stärkeres Wachstum der Dorsalseite die gerade Richtung der Spitze innezuhalten. Freilich muß die Exzentrizität unter diesen Bedingungen im gleichen Maße ab oder zunehmen, wie die Krümmung, wie man dies in der Tat überall beobachten kann (vgl. Fig. 71). Dadurch ergibt sich dann eine Dorsalbiegung der Apikallinie, die der Ventralkrümmung des Kegels das Gleichgewicht hält und allmählig schwächer wird.

G. Die Rekonstruktion des ganzen Belemnitenschulps.

Wirklich vollständige Belemnitenschalen sind nicht erhalten geblieben. Doch ist eine Rekonstruktion derselben auf Grund der früher dargelegten Anhaltspunkte (p. 168—171) sehr viel genauer durchzuführen, als bisher geschehen ist (Fig. 71, 72 u. 73, man vergleiche damit z. B. Zittel 1885, p. 498). Das Resultat wird durch einzelne relativ integre Petrefakte (Fig. 87) völlig bestätigt. Die Seltenheit solcher Versteinerungen ist durchaus nicht verwunderlich. Lehrt doch die bloße Betrachtung des ganzen Schulps,

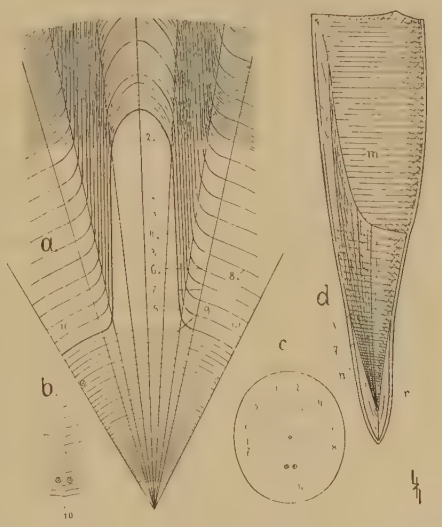


Fig. 73. Zur Rekonstruktion des Belemnitenschulps. $^1/_2$ nat. Gr.
a Conothek eines Phragmocons von *B. „giganteus"* in eine Ebene auseinandergebogen, um den Verlauf der Zuwachslinien (vorderer Teil) und Seitenlinien (hinterer Teil), sowie der Hauptlängslinien zu zeigen. Durch Zusammenbiegen der Ränder (*10*) um einen ovalen Kern (*c*) erhält man die Rekonstruktion plastisch, freilich ohne die leichte Krümmung des Kegels zu berücksichtigen. Die Figur ist durch Befestigung eins Papierstückes auf einem wohlerhaltenen Kegelfragment (dem Original Quenstedts in Tübingen aus braunem Jura *δ*) und Abklatsch der Linien darauf gewonnen. Die Suturlinien im hinteren Teil (*9*) sind dagegen nach einem anderen Stück in Jena (Geol. Inst.) ebenso erhalten, beim Quenstedtschen Phragmocon sind sie etwas weniger dicht, aber nicht genau zu verfolgen. Die Zuwachslinien sind nur im vordersten Abschnitt in annähernd natürlicher Dichte eingetragen. In der Hyperbelzone (*4*) ist das nicht möglich.
b Abklatsch in der ventralen Mittellinie mit leichtem Siphonalsinus der Sutur und Tangentialstellen der Siphonalduten. Die mit ⊕ bezeichneten Punkte korrespondieren mit *a* und *c* und liegen in einem vergrößerten Interseptalstreifen.
c Kegel von oben, um die „Hauptlinien" in ihrer Verteilung auf den Querschnitt zu zeigen. *1* Dorsomediallinie, *2* rechte Hälfte der Mittelplatte, *3* mediale Asymptote, *4* rechte Seitenplatte, *5* laterale Asymptote, *6* Seitenbogenzone, *7* laterale Tangentiallinie, „Seitenlinie" *8* Ventralwand des Kegels.
d Rekonstruktion des Hinterkörpers durch Anfügung des Rostrums (*r*) an die herausgehobene Jugendschale (Brevis-Stadium) und des Muskelmantels (*m*) an den freien Schalenrand. Über Schale und Muskelmantel zieht die Haut weg. Haut und Scheide der rechten Körperhälfte sind weggelassen, so daß das Rostrum den Medianschnitt, die Conothek ihre freie Seite zeigt. Der Profilwinkel des Phragmocons ist 22 °.
Es handelt sich also wohl um *Megateuthis Rhenan* (Oppel) (p. 240).

daß seine intakte Erhaltung die größte Unwahrscheinlichkeit darstellt. Nach dem Tode des Tieres, auch wenn derselbe ohne Gewalt erfolgte, mußten die Schalen auf der Oberfläche des Wassers verschleppt und durch Wellenschlag und Brandung allmählich zer-

brochen werden. Nur die abgetrennten Rostren und Proostraca hatten Aussicht, rasch eingebettet zu werden. Dabei konnte der hinterste Teil der abgebrochenen Phragmocone mit versinken; größere Abschnitte derselben mußten die Rostren so lange in der Schwebe halten, als die Luftkammern nicht eröffnet waren.

Wir behandelten oben (p. 177) eine gewisse Anzahl belemnoider Fossilien, deren Rostrum fehlt, meistens mangeln auch die weiteren Teile der Scheide und es erscheint im voraus wahrscheinlich, daß es sich dabei um Leichen der massenhaft verbreiteten Belemniten handelt, bei denen der Stachel abgebrochen ist. Dies kann sowohl beim Todesfall wie auch später geschehen sein, sobald nämlich das Tier in die heftige Brandung geriet. Daß die eröffnete oder zerbrochene Scheide sich durch Mazeration leicht ablöste, beweisen die zahlreichen Rostren mit sauberen und intakten leeren Alveolen (ohne Reste der Conothek) und die freilich selteneren isolierten Phragmocone, von denen sich die Scheide meist völlig glatt getrennt hat [1]).

Was uns die Natur direkt nicht bietet, können wir nach dem Prinzip von Voltz (p. 168) aus den Zuwachslinien des Phragmocons herauslesen. Dieselben finden wir besonders deutlich auf der Außenseite der Porzellanschicht, doch zeigen sie sich nach Absplitterung derselben im Abdruck auf dem Hypostracum und noch schöner auf dem Periostracum nämlich auf der Innenseite der Alveole (Fig. 63 c u. 71 c). Wenn man isolierte Phragmocone großer Arten vor sich hat, kann man ein besonders anschauliches Bild gewinnen, indem man die Zuwachslinien auf einem dicht um den Kegel gelegten Papier abklatscht (Fig. 73). Man kann sie dann leicht plastisch rekonstruieren, indem man dasselbe wieder entsprechend zusammenbiegt; dabei geht freilich die leichte Krümmung des Kegels verloren. Auch fehlen den so ermittelten Proostraca die Skulpturen (Fiederstreifung), welche erst nachträglich (p. 210) durch Auflagerung von Schalensubstanz auf die ausgewachsenen Teile des Rückenschulps entstanden. In die Conothek gehen ja natürlich nur die jugendlichen Phasen des Proostracums über. Demnach sind die Beobachtungen an den isoliert oder am Kegel gefundenen Stücke (Fig. 63 f) mit heranzuziehen, wenn eine bildmäßige Wiederherstellung beabsichtigt wird. Wichtiger ist, daß

1) Auch bei den Schalen rezenter Sepien gelingt es leicht, die dem Phragmocon entsprechenden Schalenteile aus der Scheide völlig sauber heraus zu lösen (Salzsaurer Alkohol!)

infolge der Dichte und des steilen Verlaufes der Hyperbellinien die relative Länge des Gebildes schwer zu bestimmen ist und leicht zu kurz bemessen wird. So hat Phillips (1863, p. 17 u. 18) ganz unmögliche, mehrfach reproduzierte (Fischer 1887, p. 362) Bilder geliefert (vgl. Fig. 63, 71—73, 90).

H. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres.

Da, wie wir gesehen haben, die Rekonstruktion der typischen Belemnitenschale mit großer Genauigkeit durchgeführt werden kann, sobald man nur das gesamte Tatsachenmaterial umsichtig verwertet, sind auch für die Wiederherstellung des Tieres selbst sichere Unterlagen gegeben. Denn nach unseren speziellen Voraussetzungen (p. 22) kann der Mantelsack ohne weiteres angefügt werden und für die weiteren Teile können wir uns auf die Grundlagen der Fig. 62 stützen und dieselbe unter Umständen nach den Daten spezieller Fossilien (Fig. 66, 67) in den Verhältnissen modifizieren. Dabei kommen wir unfreiwillig zu denselben Vorstellungen, die wir schon für die typischen Belemnoiden überhaupt und für das „Genus *Acanthoteuthis*“ (p. 177—184) im Besonderen gewonnen haben und finden faßbare Unterschiede nur in der Form des Rostrums und im Grade der Streckung der ganzen Körperform: Nach dem, was wir auf p. 210 abgeleitet haben, müssen die Belemniten mit gebogener, exzentrischer Apikallinie bzw. mit gebogenem Phragmocon einen stark gewölbten Rücken gehabt und also weniger als andere gestreckt gewesen sein. Ferner müssen wir aus großem Profilwinkel des Kegels auf plumpe, dicke Tiere schließen, was im Extrem mit obigem Verhalten zusammentrifft (*Passaloteuthinae*; vgl. Fig. 72). Die schlanken, insbesondere keulenförmigen Rostren sind in der Regel mit Phragmoconwinkeln unter 20° verbunden und zeigen sehr geringe Krümmung und Exzentrizität. Ihre Rekonstruktion ergibt außerordentlich schlanke Tiere (nach Art der Fig. 71 o), deren Verhältnisse in dieser Richtung aber noch weit übertroffen werden. (Man vgl. Fig. 72 b u. 67 c, aber auch 95).

Unter diesen Voraussetzungen können leicht andere Arten von Belemniten rekonstruiert werden, ohne daß neue Erkenntnisse zustande kommen. Wir begnügen uns daher mit dieser mehr grundsätzlichen Darstellung.

Doch möchten wir an dieselbe einige historisch-kritische Betrachtungen anknüpfen, weil sie geeignet sind, unsere Absicht

deutlicher zu machen. — Belemnitenrekonstruktionen sind in großer Zahl durchgeführt worden und gehören sozusagen zum festen Bestand jeder paläozoologischen oder paläontologischen Vorlesung und jedes Lehrbuches. Ein anderes als historisches Interesse birgt keine von ihnen mehr, obwohl einige der jüngsten, durch Stromer von Reichenbach 1909 (Fig. 76c) und Abel (1916) (Fig. 80) ausgeführt, hier den vertretenen Anschauungen, bis auf die Armzahl grosso modo entsprechen. Es fehlt aber auch bei diesen die genauere Ermittlung der allgemeinen Proportionen, die aus den fossilen Schalen abzulesen sind, und die planmäßige Feststellung der typischen Formen und Korrelationen der Weichteile, welche die systematische Morphologie der rezenten Formen zu leisten hat. Denn es geht natürlich nicht an, die bloß ungefähr angenommene Schalenform einem ebenso ungefähr vorgestellten Tintenfisch irgendwie in den Leib zu fügen. Schemata, wie sie d'Orbigny (1340), Owen (1842), Quenstedt (1849), Huxley (1864), Phillips (1865), O. Fraas (1866), Pohlig (1909), E. Fraas (1910) entworfen haben, können nicht als wissenschaftliche Rekonstruktionen gelten (vgl. Fig. 74—76). Ihnen gegenüber bedeuten die neuesten Versuche insofern einen Fortschritt (Fig. 80), als sie auf dem Bemühen fußen, von den rezenten Decapoden eine klare und lebendige Anschauung zu gewinnen und diese mit bestimmten Feststellungen an fossilen zu verbinden. Dagegen fehlt auch hier das Bestreben besonderer Genauigkeit und die Möglichkeit, das Typische[1]) innerhalb der rezenten Mannigfaltigkeit der Formen methodisch zu erkennen. Wir mußten uns ja die morphologischen Voraussetzungen

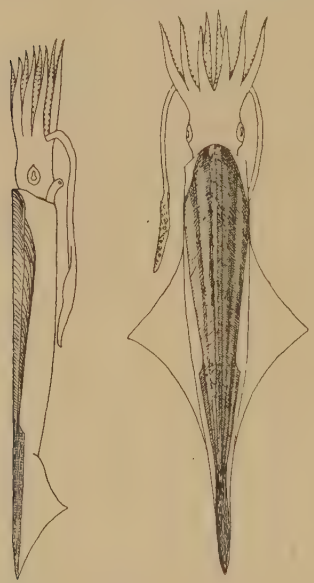


Fig. 74. Rekonstruktion des Belemnitentieres nach d'Orbigny 1840 (links) und 1842 (rechts). Hier äußert sich schon die klare Einsicht des Autors, daß die Belemniten durchaus typische Decapoden waren. Spezielle Grundlage für die Bilder sind *Illex Coindeti* und *Alloteuthis subulata* (Lam.) (p. 217). Das Proostracum entspricht einem Prototeuthoidenschulp *(Leptoteuthis?* vgl. p. 120 [aus Abel 1916, p. 219]).

1) Auffallenderweise hat Abel 1916 nicht einmal versucht, eine vollständige Belemnitenschale wieder herzustellen und ihre morphologischen Beziehungen zu ermitteln.

solchen Bemühens erst selbst durch vieljährige Studien erarbeiten und schufen uns dadurch erst die Möglichkeit des Erfolgs.

Unser Vorgehen ist durch folgende Schritte gekennzeichnet: 1. Die Schalenreste vollständig zu untersuchen und auf Grund des allgemeinen Wachstumsgesetze (p. 168) zu rekonstruieren. 2. Die erhaltenen Reste von Weichteilen (Fig. 66) zu konsultieren, wobei sich ergibt, daß Tintenbeutel, Muskelmantel, Kopfeindrücke mit Kieferandeutung, Armteile mit Haken vorliegen, in den Einzelheiten zwar nicht von bildmäßiger Vollständigkeit, aber im All-

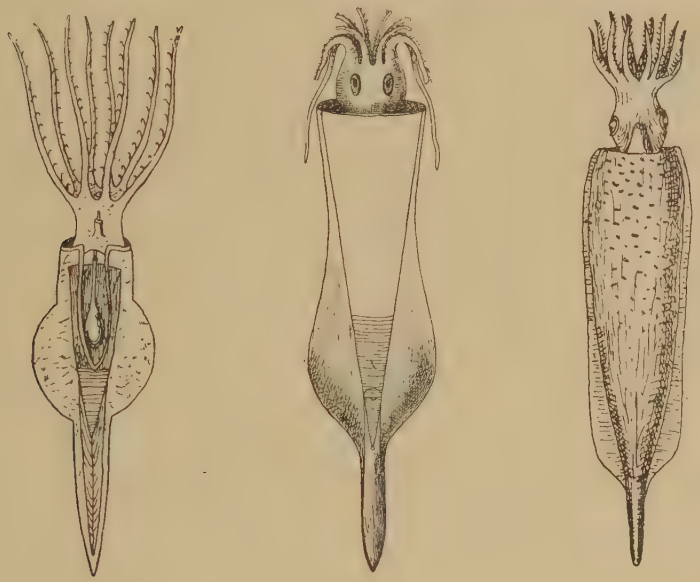


Fig. 75. Weitere Rekonstruktionen älteren Datums von Belemnitentieren. (Aus Abel 1916, p. 221 und 223.) Von links nach rechts nach folgenden Autoren: *a* Owen 1843. *b* Quenstedt 1849. *c* Huxley 1864. *d* Phillips 1865. — Eine solide Grundlage an morphologischen Kenntnissen lassen auch diese Figuren vermissen, am wenigsten die von Huxley, die relativ natürliche Verhältnisse zeigt.

gemeinen weitgehend übereinstimmend mit dem Typus der Decapodenorganisation. 3. Dieser ist (Fig. 62) sehr weitgehend festgelegt, durch den methodischen Vergleich der ganzen Formenmannigfaltigkeit zehnfüßiger Dibranchiaten und (p. 7) zur Ergänzung einzusetzen. 4. Erst die spezielle Anpassung der typischen Organisation an die ermittelte speziellere Schalenform kann auf Grund von Analogieschlüssen, nämlich unter Berücksichtigung von Bau, Lebensbedingungen und Lebensweise rezenter ähnlichster Tiere geschehen

und sich außer naturmäßiger Ausmalung durch sekundäre Einzelheiten im Bau und Verhalten auf ein harmonisches Verhältnis der Teile erstrecken unter Wahrung der gesetzlichen Form [1]).

Wir haben auf Fig. 77 zwei mediterrane Decapoden dargestellt, welche in Umrissen an Belemnoiden erinnern, und so deren lebendige Vorstellung fördern können: a) ist eine gut schwimmende „nektonische" Art aus der Verwandtschaft des gemeinen Kalmars. Die starke Verlängerung des Hinterendes ist aber nur ein Merkmal des reifen Männchens und, wie andere auszeichnenden äußeren

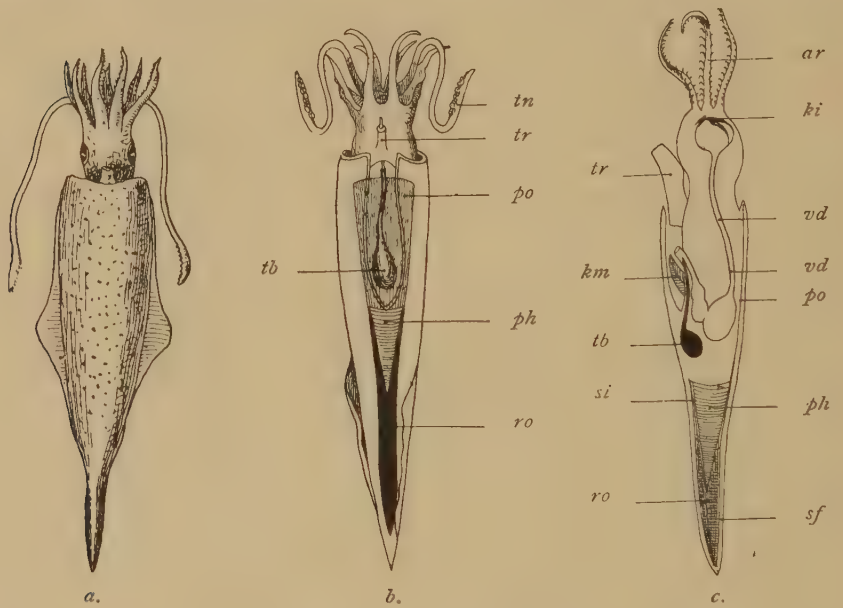


Fig. 76. Neuere Rekonstruktion von Belemnitentieren. (Aus Abel [1916, p. 226 entnommen.) Von links nach rechts folgen: *a* Rekonstruktion nach E. Fraas (1910). *b* Rekonstruktion nach Pohlig 1909. *c* Rekonstruktion nach v. Stromer 1909. — Die letztere läßt wenigstens das Bestreben erkennen, vergleichend-anatomische Grundlagen zu verwerten. Durch die 6-Zahl der Arme, die Unkenntnis der Beziehungen zwischen Muskelmantel und Schale (p. 22) muß das Bild trotzdem recht unvollkommen erscheinen.
tb Tintenbeutel, *tn* Tentakel, *tr* Trichter, *po* Proostracum, *ph* Phragmocon, *ro* Rostrum, *km* Kieme, *si* Sipho, *sf* Schalenfalte, *vd* Vorderdarm, *ki* Kiefer, *ar* Arme.

1) Hier allein scheint mir für eine Ökologie der ausgestorbenen Organismen, die als selbständige Disziplin doch keinen Sinn hätte, ein gewisses, freilich schmales Feld zu sein. Der Begründer einer darauf gerichteten Tendenz innerhalb der modernen Paläontologie, Dollo, gebraucht hierfür konsequent den älteren Ausdruck „Ethologie", der im allgemeinen Gebrauche durch Haeckel 1866 verdrängt wurde. Jedenfalls ist die Bezeichnung Abels (Paläobiologie) nicht glücklich, zu einer Zeit, wo Biologie die Gesamtwissenschaft vom Leben bedeutet, wenigstens in der maßgebenden Literatur.

Geschlechtsmerkmale [ohne augenscheinlich bestimmte Notwendigkeit zum Fortpflanzungsgeschäft] zu deuten. Da es dem jungen Tier sowie dem Weibchen fehlt und oft viel schwächer ausgebildet ist, kann es auch nicht als ein individuell lebenswichtiges Organ aufgefaßt werden[1]). Einmal vorhanden, wirkt es natürlich als Schwebeapparat und Steuer mit. b) muß als planktonische Jugendform eines nektonischen Ögopsiden bezeichnet werden. Die Streckung seines Conus und Halses sind Schwebeeinrichtungen des außerordentlich zarten Wesens. Morphologisch steht diese Form (durch den Conus) den Belemnoiden näher; physiologisch und ökologisch gilt das für die erste Art, der man übrigens wohl einen relativ schweren Belemnitenschulp in den fleischigen Körper ein-

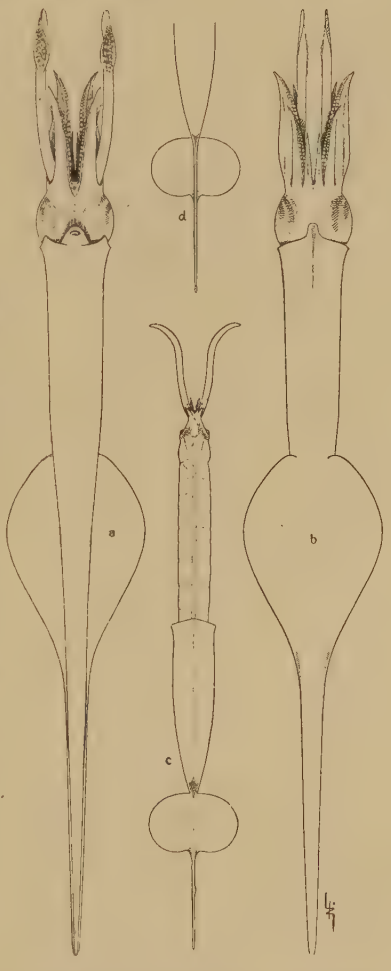


Fig. 77. Zwei Typen rezenter Teuthoiden, deren Organisation bemerkenswerte Anklänge an Belemniten aufweist. Golf von Neapel.

a Ventralansicht einer *Alloteuthis subulata* (Lam.). $^{8}/_{6}$ nat. Gr. Männliches Tier! Das Weibchen bleibt viel kürzer!

b Dorsalansicht dazu. Man erkennt noch den vordersten Teil der Rhachis, der nicht vom Muskelmantel eingehüllt ist (Fig. 7 e), sonst ist dies vollständig geschehen. Die Verlängerung des Hinterendes, die bei der Lokomotion eine ähnliche Rolle spielt, wie das Belemnitenrostrum, ist nur ein Teil des Mantelsackes, welcher wesentlich von der reifen Gonade ausgefüllt wird und nur ganz am Ende den Rest eines Conus und Rostrums trägt, die zusammen nicht einmal 1 mm lang werden (vgl. Cephalopoden, Bd. I, p. 136).

c Larve von *Chiroteuthis Veranyi* (Fér.), sogenannte *Doratopsis vermicularis*, eine planktonische Jugendform. Hier ist der Conus noch kegelförmig und seine Einfügung in das Hinterende sehr deutlich, weil die Tierchen glashell durchsichtig sind. Er verlängert sich nach hinten als feines Rohr und stützt eine die Flossen überragende Endspitze. Man beachte auch den verlängerten „Hals"! $^{8}/_{1}$ natürliche Größe.

d Ventralansicht zum Hinterende von *c*.

1) Von einem „Durchpflügen der Posidonienwiesen" (Abel 1916, p. 188) kann da keine Rede sein!

gefügt denken kann (vgl. p. 165). Es dürfen solche spezielle Ähnlichkeiten in einzelnen Körperteilen keinesfalls für die Rekonstruktion des unbekannten (ausgestorbenen) ganzen Tieres (vgl. p. 7) ohne kritische Hilfsbetrachtungen maßgebend werden und dazu führen, sogar unbeträchtliche Besonderheiten der lebenden Form auf die zu rekonstruierende glatt zu übertragen. Dabei wäre schon der mechanische und ökologische Charakter der Teile etwas genauer ins Auge zu fassen und die Möglichkeit

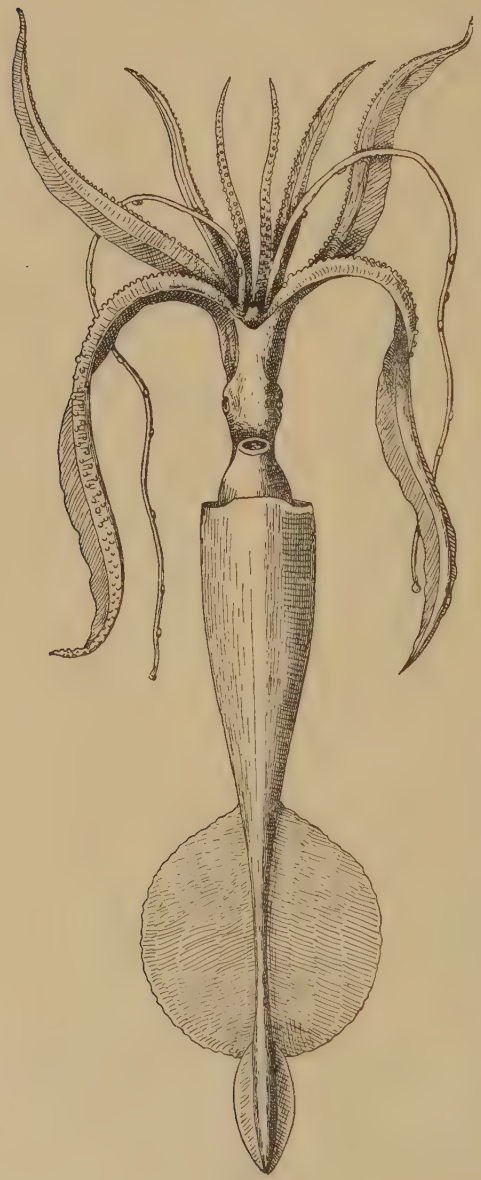


Fig. 78.

Fig. 78. *Chirothauma macrosoma* nach Goodrich 1896, aus Abel 1916, p. 173. — Das ist ein ostasiatischer Chiroteuthide mit leicht angeschwollenem und die Flossen überragendem Hinterende. Dasselbe enthält nicht ein Rostrum, sondern den älteren, hinteren Teil des Conus und trägt äußerlich kleine Hautfalten („Nebenflossen"), wie sie bei dieser Familie zum Teil vorkommen. Sie (mit Abel) auf die Belemniten zu übertragen besteht kein Grund (vgl. Fig. 80 c); es handelt sich um eine höchst vereinzelte Bildung, die hier außerdem willkürlich verstärkt ist.

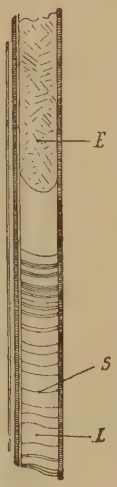


Fig. 79.

Fig. 79. Längsschnitt durch die „Luftkammern" des Gladius von *Chirothauma imperator* Chun (nach Chun 1910, Taf. 41, Fig. 13) aus Abel 1916, p. 179. *E* Ende des Eingeweidesackes, *S* Septum, *L* „Luftkammer". — Die Kammerung besteht bei den Chiroteuthiden wirklich und entspricht der bei *Gonatus* beobachteten (p. 157). Von Luft berichtet Chun nichts und es handelt sich hier also um eine freie, vielleicht glückliche Zutat Abels.

des Zusammenwirkens zu prüfen, was einer „Paläobiologie" im Sinne O. Abels besonders am Herzen liegen müßte. Viel wichtiger ist aber die planmäßige, methodische Verfolgung der typischen Beziehungen im Sinne der auf (p. 8) ausgesprochenen Überlegungen, an die paläobiologische Behandlung erst sekundär anknüpfen sollte. Dieselbe ergibt Folgendes: Die Chiroteuthiden, deren besondere Jugendform auf Fig. 77 c dargestellt ist, zeigen den Conus typischer Ögopsiden (vgl. Gonatus, Fig. 59 c) außerordentlich und atypisch gestreckt, im übrigen, aber mit den als typisch anzusehenden Resten einer Kammerung versehen. Ob deren Bildung im Einzelnen direkt auf die Urformen der Teuthoiden überhaupt zurückzuführen ist (p. 159), ist mindestens zweifelhaft; jedenfalls kommt hier (bei den Chiroteuthiden) in den Umrissen durchaus sekundär eine Anähnlichung an Belemniten zustande, woraus spezielle Schlußfolgerungen nicht gezogen werden können, umsoweniger, als es sich um zart-gallertige, plankto-nektonische Tiere größerer Tiefen handelt. Abel hat sich besonders an die unten stehende *Chirothauma macrosoma* angelehnt, sowie die verwandte *Ch. imperator* (Fig. 78 u. 80 c!). Natürlich hat es die so gewonnenen Resultate nicht verbessert, daß die Anschauungen Cricks (1902, 1907) über die Armzahl übernommen wurden. Wir haben dieselben schon früher (1917, 1921, System, p. 529; Cephalopoden, Bd. I, p. 133) zurückgewiesen und müssen es nach unseren heutigen Feststellungen (p. 27 und 182) umsomehr tun. Daß die Bilder Abels trotzdem z. T. besser als die seiner Vorgänger (mit Ausnahme Stromers) sind, liegt an dem mit anerkennenswertem Bestreben und teilweisem Erfolg erarbeiteten Verständnis für die Körperformen der Dibranchiaten überhaupt, wobei auch die Tatsachen der Ontogenie berücksichtigt wurden. Die methodische Verwertung derselben kann der Paläontologe ohne morphologische Schulung keinesfalls leisten (Naef 1921, Über Bau und Lebensw.), ganz abgesehen von der Irreführung durch falsche Angaben. So besagt z. B. die 6-Zahl der Arme, die bei jungen Ögopsiden allgemein ist (p. 160, Fig. 61), absolut nichts über die Vorfahren derselben und kann nicht als phylogenetische Reminiszenz betrachtet werden. Ebensogut könnte man annehmen, daß der Mensch einst nur zwei, dann vier (usw.) Zähne gehabt und es schließlich auf 32 gebracht habe[1]).

1) Derartige (sehr häufige) Schlußfolgerungen verdanken wir Haeckels sogenanntem „biogenetischen Grundgesetz". Vgl. darüber Naef 1917 p. 61, sowie 1920.

Über die Lebensweise der Belemniten beachte man das oben (p. 191) über die Belemnoiden überhaupt Gesagte. Die Frage, ob das Rostrum den Auftrieb des Phragmocons wirksam kompensierte, ist vor allem von Bedeutung. Dieselbe wurde oft (oberflächlicher Weise) dahin beantwortet, daß die schweren Rostren eine schwimmende Lebensweise ausschließen. Offenbar haben die betreffenden Paläontologen (p. 208) keine Vorstellung von der relativen

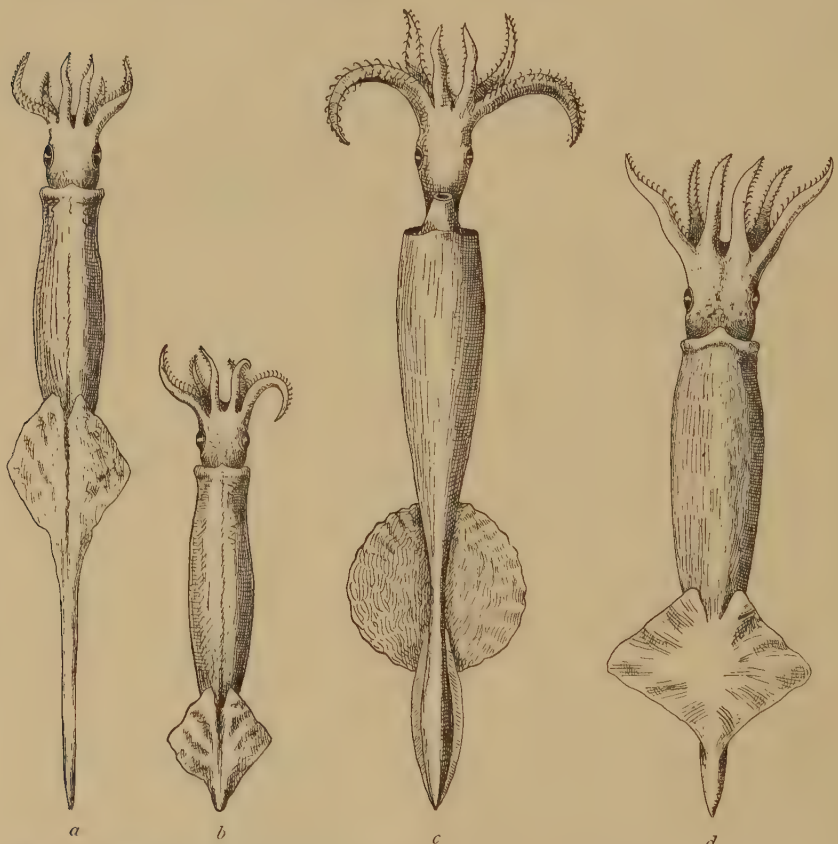


Fig. 80. Rekonstruktionen von Belemniten durch Abel (1916, p. 225, Fig. 96—98). Die Bilder zeigen der Reihe nach (von links nach rechts) folgende Arten: *a Salpingoteuthis acuaria* (Schloth.) aus Lias ε, erwachsen. *b* dieselbe Art vor der Verlängerung des Rostrums. *c Hibolites semihastatus* (Blainv.) aus dem oberen Dogger (ζ) Schwabens. *d Homaloteuthis spinata* (Quenst.) aus dem unteren Dogger (β) Schwabens. *a* ist eine modifizierte *Alloteuthis subulata* (Lam.) (vgl. p. 217!). *b* das entsprechende Jugendstadium dazu. *c* eine *Chirothauma macrosoma* Goodrich (vgl. p. 218). *d* eine Ommatostrephide, etwa *Illex Coindeti* (Vérany), deren Armzahl durchaus unrichtigerweise vermindert ist, um den supponierten Belemnitencharakter zu ergeben. Diese Art der Rekonstruktion (vgl. p. 165) ist prinzipiell durchaus nicht anzuerkennen, wenngleich hier relativ natürliche Formen erzielt werden.

Größe des Phragmocons (Fig. 90) gehabt. Abels Berechnungen (1916, p. 166) lehren mindestens, daß die Sache umgekehrt liegt; nur bei besonders geeigneten Formen kann ein normales Schwimmen unter dem Wasserspiegel in Frage kommen (da nicht, wie Abel höchst unbegründeter Weise annimmt, der Kegel zum Teil mit Wasser gefüllt werden konnte, vgl. p. 17). Freilich ist außer dem Rostrum das nicht unbeträchtliche Gewicht der Phragmoconscheide, der Conothek, der Septen und des Sipho in Rechnung zu setzen. Das spezifische Gewicht des Rostrums und wohl ebenso der anderen Schalenteile bewegt sich eng um 2,675 (Fischer 1887, p. 362) ganz ähnlich wie das anderer Molluskenschalen.

I. Die stratigraphische Verbreitung der Belemniten.

Das geologische Vorkommen der Belemniten ist räumlich und zeitlich wohl noch lange nicht erschöpfend bekannt. Immerhin darf folgendes als festgestellt gelten: Die echten B. erscheinen im unteren Lias (ob. α) und reichen bis ins Eocän hinauf. Weder früher noch später sind sie mit Sicherheit nachgewiesen. Sie sind vor allem aus Europa bekannt, doch kommen sie auch in allen anderen Erdteilen in gleichaltrigen Schichten vor und wir können uns von ihrer Stammesgeschichte keinesfalls ein genaues Bild machen, bevor die Kenntnis der Arten eine universelle geworden ist. Am verbreitetsten sind sie im oberen Lias von Deutschland und England. Hören wir über das erstere Vorkommen den alten Quenstedt (1849, p. 393), welcher den schwäbischen Jura wie kaum ein anderer gekannt hat: „Die Belemniten treten zuerst in den Arietetenkalken des Lias α sparsam auf, erreichen aber schon von den Numismalismergeln[1]) an bis zur Jurensisschicht[2]) mit einzelnen Unterbrechungen ihre stärkste Entwicklung. Hier ist die Zahl ihrer Bruchstücke unermeßlich, ja es gibt wenig Geschöpfe, die in dieser Hinsicht einen Vergleich mit ihnen aushalten, und wenn man bedenkt, daß jeden eine nicht unbeträchtliche Fleischmasse umhüllte, so müssen aus der Grenze von Lias ε und ζ, wo alles[3]) in größter Ruhe sich abgelagert hat, ganze Berge von Fleisch durch das Meer allmählich herangewälzt sein. Nach diesem Ereignis nimmt plötzlich ihre Menge auffallend ab, und im oberen braunen Jura vermehren sie sich noch einmal ansehnlich, dann aber vereinzelten sie sich[3])."

1) Lias γ! 2) Lias ζ! 3) In Schwaben!

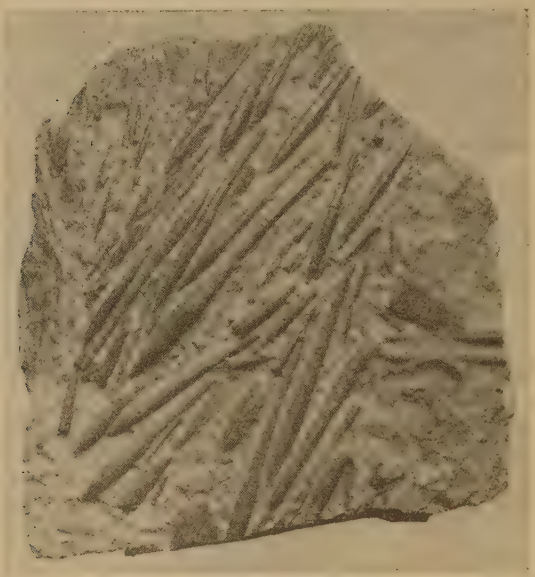


Fig. 81. Handstück aus einem „Belemnitenschlachtfeld" mit *Hostites clavatus* aus Lias ε von Bartenbach in Schwaben. Etwas verkleinert. Original im pal. Inst. der Wiener Univ. Nach Abel 1916, p. 204. — Es handelt sich hier entweder um eine Massenanschwemmung von Belemnitenschalen oder um erbrochene Reste von solchen aus dem Magen eines Ichthyosauriers, wo man ähnliche Haufen öfter beisammen findet.

Fig. 82. Regenerierte Belemnitenrostren aus Abel 1916, p. 215 und 216. Nach Duval-Jouve 1842. Das dickste Stück gehört zu *Duvalia lata* (Blv.), die übrigen zu *Hibolites subfusiformis* (Rasp.), natürliche Größe.

Von allgemeinem Interesse sind nebenstehende Darstellungen regenerierter Rostren (Fig. 82). Sie beweisen, daß diese Gebilde (p. 199) eine zähe Hülle trugen, sonst wären die Bruchstücke stets verloren gegangen. Sie sprechen auch für eine litorale Lebensweise, bei der so heftige Zusammenstöße, wie sie hier dokumentiert sind, sich leichter verstehen lassen. Auch für die Lebenszähigkeit der Träger legen sie beredtes Zeugnis ab. (In der Gefangenschaft gehen z. B. Sepien sehr rasch ein, wenn ihr Hinterende durch Anstoß gelitten hat, im Freien überstehen auch sie sehr starke Verletzungen der Schale und des Weichkörpers.)

K. Zur Systematik der Belemniten.

Wir haben in den außerordentlich vielgestaltig und zahlreich vorkommenden Belemnitenrostren Gebilde von relativ einheitlicher Grundstruktur erkannt, welche eine engere Verwandtschaft der Träger begründen. Die an sich gewiß beträchtlichen Unterschiede sind, sobald wir sie biologisch, d. h. in ihrer Bedeutung für das lebende Tier ermessen, nicht sehr hoch einzuschätzen, am höchsten noch dann, wenn sie eine merkliche Verschiebung des Gleichgewichts oder der Körperform durch die relative Länge bewirken. Die Verschiedenheiten des Querschnitts erscheinen als nahezu belanglos. —

Wir werden daher umsomehr, alter Tradition gemäß, die Belemniten als eine Familie der Belemnoiden ansehen und die Ordnung der Arten innerhalb derselben versuchen. Dabei wird uns in Vielem die sorgfältige und umsichtige neuere Bearbeitung des unendlichen Materials durch M. Lissajons (1915), Werner (1915) E. Stolley (1919) und v. Bülow 1920 wegleitend sein. Wenn wir an Stolleys System einige formale Änderungen vornehmen, so entspringt das zunächst aus prinzipiell-nomenklatorischen Erwägungen und aus der Notwendigkeit, die Gruppe ihrem weiteren Kreise einzuordnen, wobei der Raum einer Familie sozusagen vorgezeichnet ist. Stolleys Familien werden dabei zum Teil zu Unterfamilien und kleineren Gruppen, was eine bloße Sache der Form ist.

Eine andere Frage ist die, ob nicht gerade die durch Stolley so sorgfältig herausgearbeiteten systematischen Kennzeichen zum Teil eine Vereinfachung des Systems erlauben. Ja, ich glaube dieselbe unbedingt bejahen zu sollen, indem ich z. B. die Familien der *Pachyteuthidae*, *Cylindroteuthidae* und *Oxyteuthidae* vereinige.

Die angeführten Merkmale (Seitenfurchen) sind morphologisch-biologisch ohne genügenden Belang für die Unterscheidung höherer Einheiten des Systems und die natürlichen Zusammenfassungen hervorzuheben ist auf alle Fälle wichtiger, als subtile Differenzen auszudrücken. Im Einzelnen verweisen wir auf die spezielle Begründung im folgenden Abschnitt.

Die Beteiligung älterer und neuester Autoren am vorgelegten System ergibt sich aus der Übersicht von selbst. Übrigens stellt dieselbe im allgemeinen die Auswirkung und Korrektur einer bereits eingeschlagenen Entwicklung dar, welche die alte „Gattung" *Belemnites* (wie *Ammonites*) zuerst in „Sektionen" dann Gattungen, schließlich „Familien" zerlegt hat. Eine letzte Abgeschlossenheit erreicht unser Vorschlag natürlich nicht. Das ganze Material bedarf noch einer strengen, auf inneren und äußeren Merkmalen ruhenden systematischen Durcharbeitung[1]), welche allein imstande sein wird, Zusammenhänge und Grenzen genau festzusetzen und jede „Art" sicher unterzubringen. Die Bedeutung der älteren, vielfach gebräuchlichen „Sektionen" im Verhältnis zu unseren zum Teil neuen Gruppen findet man in den speziellen Abschnitten angegeben.

Spezielle Darstellung der *Belemnitidae*.

Inhalt: Systematische Übersicht (unten). a) Die Unterfamilie der Hastitinae (p. 225). b) Coeloteuthinae (p. 229). c) Passaloteuthinae (p. 230). d) Cylindroteuthinae (p. 242). e) Belemnopsinae (p. 247). f) Duvaliinae (p. 257). g) Bayanoteuthinae (p. 259). Rückblick (p. 260).

Systematische Übersicht mit Nominaltypen

Unterfam. 1. ***Hastitinae*** nov.

Gatt. *Hastites* Mayer (*clavatus* Schloth.)
„ *Rhabdobelus* n. g. (*exilis* d'Orb.)

Unterfam. 2. ***Coeloteuthinae*** nov.

Gatt. *Coeloteuthis Lissajous* (*calcar* Phill.)

Unterfam. 3. ***Passoloteuthinae*** nov.

Gatt. *Nannobelus* Pawlow (*acutus* Miller)
„ *Passoloteuthis* Liss. (*Brughieri* d'Orb.)

---

1) Eine solche scheint für die Jurabelemniten von dem leider zu früh verstorbenen M. Lissajons durchgeführt und soll von der Universität Lyon herausgegeben werden. Für die Kreideformen darf man sie wohl durch E. Stolley erwarten.

Gatt. *Pseudohastites* n. g. (*scabrosus* Phill.)
„ *Gastrobelus* n. g. (*ventroplanus* Voltz)
„ *Pleurobelus* n. g. (*compressus* Stahl.)
„ *Salpingoteuthis* Liss. (*trisulcata* Blainv.
„ *Dactyloteuthis* Bayle (*irregularis* Schloth.)
„ *Odontobelus* n. g. (*pyramidali* Ziet.)
„ *Megateuthis* Bayle (*gigantea* Schloth.)
„ *Brachybelus* n. g. (*breviformis* Voltz)
„ *Homaloteuthis* Stolley (*spinata* Quenst.)

Unterfam. 4. *Cylindroteuthinae* nov.

Gatt. *Cylindroteuthis* Bayle (*Puzosi* d'Orb.)
„ *Pachyteuthis* Bayle (*excentralis* Young u. B.)
„ *Oxyteuthis* Stolley (*Brunsvicensis* v. Stromb.)
„ *Aulacoteuthis* Stolley (*absolutiformis* Sinzow.)
„ *Raphibelus* n. g. (*acicula* Münst.)

Unterfam. 5. *Belemnopsinae* nov.

Gatt. *Belemnopsis* Bayle (*Bessina* d'Orb.)
„ *Hibolites* Mayer (*hastatus* Blainv.)
„ *Belemnoconus* (*Baudouini* d'Orb.)
„ *Parahibolites* Stolley (*duvaliaeformis* Stolley)
„ *Mesohibolites* Stolley (*minaret* Rasp.)
„ *Neohibolites* Stolley (*semicanaliculatus* Blainv.)
„ *Belemnitella* d'Orb. (*mucronata* Schloth.)
„ *Actinocamax* Miller (*verus* Miller)
„ *Dicoelites* Böhm (*Meyrati* Ooster)

Unterfam. 6. *Duvaliinae* (Pavlow als Familie) emend.

Gatt. *Duvalia* Bayle (*lata* Blainv.)
„ *Pseudoduvalia* (*polygonalis* Blainv.)
„ *Pseudobelus* Blainv. (*bipartitus* Blainv.)
„ *Conobelus* Stolley (*conophorus* Zitt.)

Unterfam. 7. *Bayanoteuthinae* nov.

Gatt. *Bayanoteuthis* Mun.-Ch. (*rugifer* Schloenb.)
„ *Styracoteuthis* Crick.

a) Die Unterfamilie der *Hastitinae* nov.

Während fast alle anderen bekannten Belemnitenrostren des unteren Jura sich zwanglos auf *B. acutus* Miller zurückführen lassen, die älteste Form im (europäischen) Lias *α* (Sinémurien), tritt im *B. clavatus* Schloth., gleichzeitig mit der stärkeren Vermehrung des älteren Typus und völlig unvermittelt, schon im Lias *β* (Pliensbachien) ein zweiter auf, dessen Herkunft noch völlig dunkel ist, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen [1]). Die ver-

1) Stolley (1919, p. 35) nimmt allerdings Übergangsformen an und weist besonders auf das nicht beschriebene reiche Belemnitenmaterial der Schächte und Stollen

bindenden Formen müssen entweder in älteren Schichten oder aber in anderen Teilen der Welt gesucht werden. Jedenfalls muß *B. clavatus* heute als Typus einer besonderen Unterfamilie gelten und darf nicht mit den *Passaloteuthinae* (s. unten p. 225) nach dem Vorschlag Stolleys (1919, p. 12, 39) vereinigt bleiben. Die Abgrenzung dieser Gruppe und die unveränderte Beharrung ihres Grundcharakters durch das ganze Mesozoikum, ist sicher der allgemeinen Zweckmäßigkeit des Keulenrostrums zuzuschreiben (vgl. p. 192).

Spitzenfurchen fehlen den *Hastitinae*; höchstens tritt eine schwache Ventralfurche auf. Dagegen können die Seitendoppelfurchen deutlich, ja tief eingegraben sein und am Stiel leistenartige längsgestellte Erhebungen auftreten.

Die Gattung *Hastites* Mayer 1883, s. restr.

Hierher die Belemniten, die sich enger um *B. clavatus* Schloth. (Taf. 2, Fig. 32—33) als Typus gruppieren und seit d'Orbigny 1842 (Mayer-Eymar 1883, Zittel 1885, Werner 1912) im allgemeinen als „*Clavati*" zusammengefaßt werden. Pawlow hat 1913 die Bezeichnung *Rhobalobelus* eingeführt, die von Stolley 1919 aufgenommen wird. Da in der Tat Mayer unter „*Hastites*" alle möglichen Belemniten zusammengeworfen hat, mag die Berechtigung des Namens unsicher erscheinen. Wir zitieren darum das Original (Mayer-Eymar 1883, p. 642).

„Die Gattung *Hastites* zählt, neben den typischen Arten ohne Bauchkanal, die Untergattungen *Hibolites* Montf., *Duvalia* Bayle und *Belemnitella* d'Orb. mit den zwei Formenreihen des *H. clavatus*". Als Beispiele nennt er: *clavatus* Schloth., *Charmouthensis* Mayer-Eym., *microstylus* Phill. *Toarcensis* Opp., *Neumarktensis* Opp., *bifer* Mayer-Eym., *subclavatus* Voltz, *Royeri* d'Orb., *Souichi* d'Orb., *Fischeri* Eichw. *Clavatus* ist ausgesprochen als typisch bezeichnet und die zunächst angereihten Arten sind in der Tat wesentlich die auch von Stolley als zugehörig betrachteten. Wir müssen darum *H.* für die eigentlichen *Clavati* als giltig ansehen, auch bei weiterer Einschränkung. Die Hastiten sind im allgemeinen

---

bei Harzburg—Schlewecke—Harlingerode am Harzrande hin. Die Verbindung, an die er denkt, müßte über die ältesten Paxillosi gehen (p. 234) und durch dickstielige „Clavati" vermittelt werden, insbesondere *B. Charmouthensis*. Ob aber diese überhaupt hierher gehören? Das Jugendrostrum ist leider nicht bekannt.

ziemlich klein (Fig. 83) und selten massenhaft vertreten (Fig. 81). Trotz ihrer Ähnlichkeit mit *Hibolites* unterscheiden sie sich von den Arten dieser Gattung schon im Umriß recht deutlich: Das Schwergewicht der Keule ist viel mehr also dort gegen das Ende hin verschoben und dieses spitzt sich dann oft rasch, fast plötzlich, zu. Der Scheidenteil des Rostrums ist ganz auffallend schlank und kurz und man hat den Eindruck, daß das Bestreben zur Kompensation des im Phragmocon wirkenden Auftriebs (p. 192) bei den Hastiten ganz extrem zur Auswirkung komme. Bei anderen verlängerten Rostren spielen offenbar noch weitere Anpassungsbedingungen eine Rolle. Wir sehen darum in den Hastiten ausgesprochen nektonische Formen des freien Meeres, deren spärliche Erhaltung dadurch zum Teil bedingt sein mag.

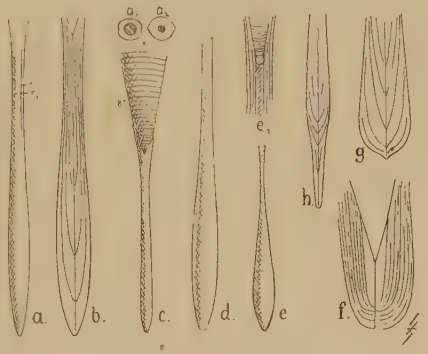


Fig. 83. Zur Morphologie der Hastiten, sowie einiger abnorm wachsender Belemniten. ½ nat. Gr.
a Hast. clavatus nach Phillips, Taf. 3, Fig. 7 l‴, mit deutlichen Lateralfurchen (r, r_1) a_1 u. a_2 Querschnitte in der Alveolargegend.
b Längsschnitt dazu. *c Hast. microstylus* (Ibid. Taf. 13, Fig. 31).
d Hast. „*subfusiformis*“ nach Quenst. 1849, Taf. 29, Fig. 41 a, „zeigt keine Bauchfurche“ und hat überhaupt alle Eigentümlichkeiten der Hastiten. Aus Malm γ bei Nusplingen.
e Hast. clavatus mit dicker Keule nach Friren 1868.
e_1 Medianschnitt des Alveolarteils dazu, vergrößert.
f B. irregularis nach Bayle (Taf. 28, Fig. 7) mit auffallend verlängertem Jugendrostrum.
g B. „*pistilliformis*“ nach d'Orbigny (Pal. fr. et crét. Taf. 6, Fig. 4) mit sekundärer Verdickung der Keule, wie sie für *Hastites* charakteristisch ist.
h B. (*Neohibolites*) *minimus* List. nach d'Orbigny (ibid. Taf. 5, Fig. 9) mit sekundär stabförmiger Verlängerung des Rostrums, wie sie sonst den *Acuarii* zukommt (Quenstedt 1849, Taf. 24, Fig. 12 a).

Als verwandte Arten mögen genannt sein: *B. microstylus* Phillips (vgl. oben Fig. 83 c), *B. Neumarktensis* Oppel (s. Zittel 1885, p. 505, Fig. 691), *B. subclavatus* Voltz, *B. Privatensis* Mayer, *B. Toarcensis* Opp., *B. pistilliformis* Blainv. Bemerkenswert ist, daß gleich zu Anfang (Lias β—γ) die lang- und dünnstieligen Formen auftreten (Werner, Taf. 10, Fig. 13), deren direkte Zurückführung auf *Nannobelus*, etwa über *B. Charmouthensis* Mayer und *B. alveolatus* Werner, mir nicht berechtigt erscheint. Solche sozusagen extrem clavaten, nur dem Hinterende des Phragmocons ansitzenden Rostren verlangen eine ganz besondere Ausbildung

und Verfestigung, um lebensmöglich zu werden und eine solche müßte sich in stufenweisen Übergängen in der Zone von Lias β zu γ äußern. Solche sind zur Zeit nicht bekannt.

Die Sache hat einige Wichtigkeit, nachdem Abel (1916) versucht hat, die ganzen Belemniten in zwei Stämme zu zerlegen, weil der eine derselben an *Nannobelus*, der andere an *Hastites* angeschlossen werden müßte *(Clavirostridae-Conirostridae)*. Wir halten die systematischen Beziehungen freilich (mit Stolley 1919) für weniger einfach und die Begründung auf eine schematisch vorgestellte Embryonalentwicklung für übereilt, ohne doch Stolleys Kritik völlig zuzustimmen (vgl. p. 208).

Über die Phragmocone und Alveolen der Hastiten, die meist nicht erhalten sind, bestehen leider keine genauen Angaben. Die Reste davon, die ich sah, haben einen Profilwinkel von weniger als 20°, während wir bei allen älteren Belemniten sonst 23—30, meist 26—27 finden. [Die jüngeren Gruppen der *Belemnopsinae*, *Duvaliinae*, *Cylindroteuthinae* zeigen in ihren typischen Vertretern ebenfalls spitze Winkel unter 20°, nur *Pachyteuthis* lehnt sich auch darin mehr an die *Passaloteuthinae* an.]

Die Gattung ***Rhabdobelus*** nov. gen.

Hierher die Formen um *B. exilis* d'Orb. im obersten Lias und untersten Dogger. Nach Werner (1912, p. 115) sind dieselben an *Hastites* anzuschließen. Insbesondere soll die genannte Art aus einer Varietät des *H. clavatus* „allmählich hervorgehen". Dann muß sie auch ein langes, stab- bis keulenförmiges Jugendrostrum besitzen, das im erwachsenen noch nicht beobachtet ist. Werner (loc. cit.) sieht *B. parvus* Hartmann als Jugendform an; während es nach Stolley (1919, p. 34) an „sehr schlanken und dünnen Jugendformen" von sicheren *B. exilis* durchaus nicht mangelt. Jedenfalls sind aber *Rh. parvus* und *serpulatus* Quenstedt (1885, Taf. 41, Fig. 19 u. 20) hier anzuschließen, als eigene Arten.

Die typische Gestalt ist stabförmig, der Querschnitt vorn viereckig, während das mehr oder minder leicht verdickte Hinterende sich abrundet. Der Stiel zeigt mehr oder weniger tiefe Seitenfurchen, die dem Rücken näher stehen als dem Bauch. Dazu können leichte Ventral- und Dorsalfurchen kommen. Keine dieser Furchen erreicht (Werner loc. cit., vgl. aber Fig. 93c) das Hinterende.

Die Ähnlichkeit dieser Formen mit den Pseudobelus-artigen *Duvaliinae* (Fig. 93) ist aufdringlich. Überhaupt ist die Herleitung der jüngeren Belemniten, jedenfalls auch der *Belemnopsinae* aus den *Hastitinae* durch Vermittlung von solchen Typen durchaus in Betracht zu ziehen. — Für die *Cylindroteuthinae* ist die Anknüpfung hier freilich weniger naheliegend (Fig. 71 l—o!). — Sollten sich diese Beziehungen in vollem Umfang bestätigen, so wäre allerdings Abels Auffassung [unter starker Einschränkung, nämlich nach Ausscheidung der Sepioiden, der Aulacoceratiden, Belemnoteuthiden, Vasseuriiden sowie der *Coeloteuthinae*] eine allgemeine Richtigkeit nicht abzusprechen. Wir hätten dann in der Tat zwei Hauptgruppen der *Belemnitidae* s. str., die wir an *Nannobelus* und *Hastites* anschließen müßten und es wäre nur noch die Frage, ob diese Typen rückwärts zusammenlaufen oder nicht (p. 225).

b) Die Unterfamilie der *Coeloteuthinae* nov.

Zu den *Coeloteuthinae* stellen wir eine Anzahl seltsamer Rostren aus dem unteren und mittleren Lias Englands, Deutschlands und Frankreichs (Fig. 84 i—n). Während die *Hastitinae* einen frühen Höhepunkt der Scheidenentwicklung darstellen, haben wir dieselbe hier in ihrem tiefsten Stadium vor uns: Die *Coeloteuthinae* ermangeln eines verlängerten Rostrums völlig; dasselbe tritt hier nur in der einfachsten Form eines verdickten Scheidenendes auf, in der Weise, wie wir es für die Urform aller Belemnoiden angenommen haben (p. 166) und bei den Phragmoteuthiden (?) und Belemnoteuthiden (Fig. 67, p. 186) wiederfinden werden. Wenn nicht die typische Radialstruktur den Charakter von mit *Nannobelus* verwandten Belemniten andeuten würde, müßten diese Formen überhaupt aus der Familie ausscheiden. Besonders auffallend ist, daß ihnen die typische konzentrische Schichtung der Scheide und die Apikallinie fehlen soll (Fig. 84 i). (Völlig? Über mögliche Beziehungen zu *Belemnoteuthis* vergleiche man diese!)

Die Gattung *Coeloteuthis* Lissajous 1912.

Als einzige Gattung muß zur Zeit *Coeloteuthis* Lissajous (1915, p. 13) gelten, von ihrem Autor schon 1912 (p. 9; als Untergattung) für *B. calcar* Phillips aufgestellt (Fig. 84 l, m; Lias γ von England und Frankreich). Demselben steht offenbar *B. exca-*

vatus Phill. aus derselben Höhe in England und Schwaben (Fig. 84 i, k) sehr nahe, gehört vielleicht einfach einem älteren Exemplar derselben Art an. Beide zeigen subquadratischen Querschnitt. Dagegen ist die ebenfalls als *B. calcar* bestimmte Form Phillipps, die wir auf Fig. 84 n reproduziert haben, ein durchaus abweichender Typ, den man eher mit *B. dens* Phill. (1864, Taf. 2, Fig. 6) vereinigen möchte. Das ist eine Form aus Lias β, die auch Werner (1912, Taf. 10, Fig. 7) aus Schwaben kennt. Die gerade Kegelform haben beide gemein, die geriefte Oberfläche der letzteren Art dürfte durch Mazeration entstanden sein.

Für die Deutung dieser Gattung wären zwei Auffassungen möglich: Entweder haben wir darin die überlebenden Grundformen aller Belemniten bzw. wenig veränderte Abkömmlinge der Stammart vor uns, oder es handelt sich um sekundär vereinfachte Verwandte von *Nannobelus*. In beiden Fällen könnte man hier die Vorläufer von *Belemnoteuthis* sehen.

c) Die Unterfamilie der *Passaloteuthinae* nov.[1])

Hierher die Belemniten, welche sich an *B. paxillosus* Schloth. 1813, bzw. seine nächsten Verwandten, die wir in der Gattung *Passaloteuthis* vereinigen, anschließen. Sie bleiben hinter derselben teilweise zurück, indem sie dauernd die in der Jugend durchweg angenommene *Nannobelus*-Form des Rostrums beibehalten, teilweise schreiten sie auch darüber hinaus, indem sie sich sekundär stabförmig in die Länge strecken oder sogar keulenförmige Gestalten annehmen. Das Vorkommen dieser Gruppe beschränkt sich auf mittleren bis oberen Lias und unteren Dogger. Im oberen Lias (ε—δ) zeigen sie eine ungeheure Entwicklung, sowohl an Zahl der Individuen als auch an Mannigfaltigkeit der Arten. Doch sind gerade hier dieselben schwer gegeneinander abzugrenzen. Vielleicht stellen die *P.* die Stammgruppe für alle weiteren Unterfamilien dar und jedenfalls sind sie als eine in besonders plastischer Variation befindliche Einheit aufzufassen.

Im höchsten Grade bezeichnend für die vielgestaltige Unterfamilie sind die *Nannobelus*-förmigen Jugendrostren. Der Grad

1) Stolley (1919) hat diese Formen noch mit den *Hastitinae* und *Coeloteuthinae* als *Polyteuthidae* zusammengefaßt. Wir scheiden jene aus; der Name der Unterfamilien und Familien soll nach den typischen Gattungen gewählt werden, allgemeiner Nomenklaturregel folgend (p. 19).

der Streckung derselben schwankt freilich, etwa in den Variationsgrenzen der Gattung *N.* selbst. Nirgends finden wir stab- oder keulenförmige Kerne im Innern der erwachsenen Belemniten, wenn es auch gelegentlich vorkommt, daß die relative Länge der letzteren eine regressive Entwicklung aufweist (Fig. 83 f).

Die Phragmocone sind bei dieser Unterfamilie im Gegensatz zu den *Hastitinae* auffallend stumpf. Der Profilwinkel beträgt meist 26—27°, kann aber auf 23° sinken. [*B. virgatus* (s. *Passaloteuthis*) und *irregularis* (s. *Dactyloteuthis*) nach Werner 1912] oder auf 30° steigen [*B. pyramidalis* s. *Odontobelus*]. Freilich habe ich im Lias ε bei Holzmaden selbst das Fragment eines Rostrums mit runder, großer Alveole (2 cm Durchm.) gefunden, das

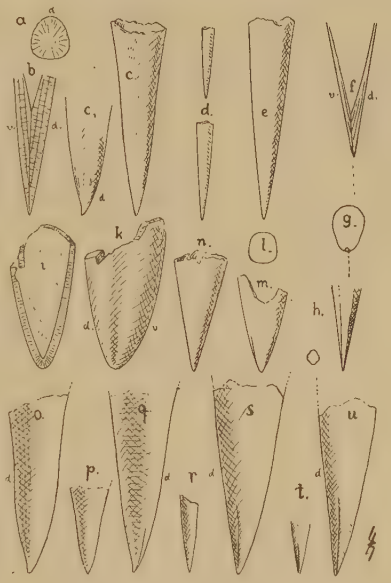


Fig. 84. Einige der Urform der *Passaloteuthinae* nahestehende Belemnitenrostren. 1. *Nannobelus acutus* (Miller) aus dem unteren Lias von Lyme Regis. *a* Querschnitt; *b* Medianschnitt; *c* Seitenansicht mit Lateralfurche (an diesem Exemplar besonders deutlich!); c_1 *N. infundibulum* (Phill.) zum Vergleich. Spitze gekrümmt, dorsal und ventral feine Streifen; *d* Jugendform zu *a* (schlanker!); *e* Ventralansicht zu *a*, nach Phillips 1867, Taf. 1, Fig. 1 und 3.

2. *B. brevirostris* d'Orb. (Pal. fr. terr. jur., Taf. 10, Fig. 3—6). (Das ist wohl die Jugendform einer *Megateuthis*, vgl. Quenst. 1849, p. 422); *f* Medianschnitt; *g* Querschnitt mit Sipho (eiförmig!); *h* Dorsalansicht mit Dorsolateralfurchen; daneben der Querschnitt der Spitze. Wahrscheinlich zerdrücktes Stück.

3. *Coeloteuthis excavata* (Phill. 1867, Taf. 2) aus dem unteren Lias von Lyme Regis; *i* Längsschnitt mit der (ausgefüllten) Alveole; sicher nicht ganz genau getroffen, daher die Spitze der Alveole etwas abgestumpft, ohne Anfangskammer; *k* Seitenansicht (von rechts) mit flacher Lateralfurche; *l* Querschnitt der Spitze; *m* anderes Exemplar, bei dem deutliche Dorsolateralfurchen auftreten; von Phillips darum zu einer anderen Art (*B. calcar*) gestellt.

4. *n* Eine von Phillips (Fig. 5) vermutungsweise zu *Coeloteuthis calcar* gestellte Form, deren regelmäßige Kegelgestalt eine besondere Unterscheidung verlangt (nov. spec.? vgl. p. 230!)

5. Verschiedene Nannobelus-ähnliche Formen nach Quenstedt 1849. *o* „*B. brevis*“ (*Nannobelus acutus*) aus Lias α (Taf. 23, Fig. 17 b); *p* „*B. breviformis*“ aus Dogger ε (?) (Taf. 27, Fig. 27 a); *q* *B.* „*tripart. brevis*“ aus Lias ε (Taf. 26, Fig. 18); *r* „Tripartitusbrut“ aus Lias ε (Taf. 26, Fig. 29); *s* „*B. compressus* Voltz“ aus Dogger α (Taf. 27, Fig. 10 *a*); *t* „*B. acutus*“ *juv.*; *u* derselbe alt aus Dogger α (Taf. 27, Fig. 14 u. 17 *a*). — Man vergleiche auch die Jugendstadien des *B. quinquesulcatus* bei Quenst. (Taf. 27, Fig. 12).

p—*u* sind schwer zu bestimmen, sie gehören wohl zu *Odontobelus* (p. 238) oder z. T. als Jugendformen zu *Megateuthis* und *Salpingoteuthis*. Alles $^1/_2$ nat. Gr.

v = ventral, *d* = dorsal.

den Eindruck eines *B. paxillosus* macht, aber nur 18° zeigt, von der Seite und von oben. Sie kann nur einem riesigen *Hastites* zugeschrieben werden.

Die Gattung *Nannobelus* Pavlow 1913.

Hierher die Belemniten um *B. acutus* Miller (Fig. 84) als Typus, d. h, spitze kleinere Rostren mit kurz bis schlank kegelförmiger Gestalt (vgl. Werner 1912, Taf. 10, Fig. 1 u. 4), ohne stärkere Andeutung eines säuligen Teiles, und ohne hervortretende Spitzenfurchen, von geringer Exzentrizität und einem ovalen Querschnitt, der mehr oder weniger an ein Dreieck mit sehr gerundeten Ecken erinnert. Wenn die gewöhnlich schmälere Dorsalseite breiter wird, kann das Dreieck in ein Viereck übergehen. Die hierher gehörigen Arten oder Varietäten umfassen zweifellos die ältesten Belemniten überhaupt. *Nannobelus acutus* tritt schon im Sinémurien (Lias ob. α) auf. Freilich bestehen einige Angaben über Belemniten aus älteren Schichten. Dieselben sind aber wohl durchweg irrtümlich, wie M. G. Fabre 1903 (Bull. Soc. Géol. France (4) t. 3, p. 249) überzeugend festgestellt hat. (Vergleiche daselbst auch die vorausgehenden Mitteilungen von M. Haug und M. Kilian, p. 245—249). Ganz ähnliche Formen wurden auch im Lias β [*N. Oppeli* (Mayer)] und Lias γ [*N. armatus* (Dumortier)] gefunden. Eine kräftige kurzkegelige Form ist *N. Engeli* Werner (1912, p. 180, Taf. 10, Fig. 4). Der Profilwinkel des Phragmocons beträgt bei *N.* 25—27°.

Die Gattung *Passaloteuthis* Lissajous 1915.

Hierher die Belemniten des mittleren Lias um *B Brughieri* d'Orbigny, einen gut gekennzeichneten Typ aus dem Kreise des *B. paxillosus* Schloth. (vgl. Keferstein 1866, Taf. 131, Fig. 8, Zittel 1885, p. 504, Fig. 688 und meine Fig. 85 b, g, h). Die Gattung ist also gleichbedeutend mit *Holcoteuthis* Stolley (1919, p. 35) und umschließt die meist als „*Paxillosi*" zusammengefaßten Formen (Deslongchamp 1878, Mayer-Eymar 1883, Quenstedt 1885, Werner 1912). Diese tauchen im Lias γ (Pliensbachien) in großer Verbreitung auf und sind an *Nannobelus* anzuschließen. Als Vorläufer im Lotharingien muß *B. alveolatus* Werner gelten. Das schlanke Jugendrostrum gleicht *N. acutus* unverkennbar; doch ist der Grad der Streckung stark wechselnd;

mehr oder weniger gleichsinnig mit dem der erwachsenen schlank-zylindrischen Rostren (vgl. z. B. Phillips 1866, Taf, 10, Fig. 26 S.: *P. laevis* Simpson und Taf. 6, Fig. 16 S.: *P. apicicurvata*). Die Exzentrizität ist unbedeutend, der Querschnitt oval bei geringer

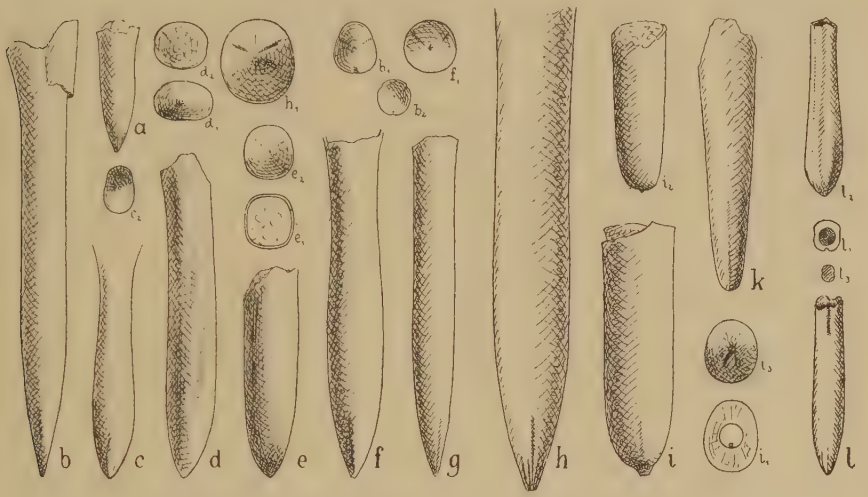


Fig. 85. Zur Herausbildung und Abwandlung des Paxillosenrostrums (in halber Größe).
a „*B. breviformis amalthei*" = *Brachybelus Zieteni* (Mayer) aus dem Lias δ bei Hechingen, die typische, an Fig. 84 *o* anschließende *Brachybelus*-Form, nach Quenstedt 1849 (Taf. 24, Fig. 22).
b „*B. paxillosus numismalis*" = *Passaloteuthis apicicurvata* (Blv.) aus Lias γ, in der Jugend wie Fig. 84 *a* aussehend. b_1 derselbe von der Spitze gesehen mit den typischen Spitzenfurchen. b_2 ein jüngeres Stück, rundlicher (ibid. Taf. 23, Fig. 21 *a*, 21 *b*, 22 *b*).
c „*B. compressus*" = *Pleurobelus compressus* (Stahl) aus Lias δ bei Heiningen. c_2 von der Spitze gesehen (ibid. Taf. 24, Fig. 18 *a* und *b*)
d *B. ventroplanus* = *Gastrobelus ventroplanus* (Voltz) aus Lias γ, von rechts gesehen, d_1 von der Spitze, d_2 im Querschnitt der Mitte (ibid. Taf. 23, Fig. 20 *a*—*d*).
e „*B. breviformis amalthei*" (wie *a*) aus Lias δ bei Hechingen, älteres Stück. e_1 Aufsicht des Alveolenendes, e_2 von der Spitze (ibid. Taf. 24, Fig. 21 *a*—*c*).
f „*B. elongatus*" = *Passaloteuthis faseola* (Dumortier) aus dem Lias δ bei Groß-Eislingen. f_1 von der Spitze (ibid. Taf. 24, Fig. 2 *a*, *b*).
g „*B. paxillosus amalthei*" = *Passaloteuthis Milleri* (Phill.) aus dem Lias δ bei Breitenbach (ibid. Taf. 24, Fig. 4). Im mittleren Lias von England mindestens 2mal so lang werdend und 3mal so dick.
h „*B. paxillosus*" = *Passaloteuthis paxillosa* (Schloth.) aus dem mittleren Lias von England nach Phillips, Taf. 20, Fig. 52.
i „*B. digitalis papillatus*" = *Dactyloteuthis irregularis* (Schloth.) aus dem Lias ε von Heiningen. i_1 Querschnitt, i_2 jüngeres Stück (ibid. Taf. 26, Fig. 4 *a*, 3, 7 *a*), i_3 *D. irregularis* nach Phillips, Taf. 15, Fig. 37 a von der Spitze, engl. Lias.
k dieselbe, ebendaher (Taf. 15, Fig. 39), besonders gestrecktes Stück.
l *Pleurobelus compressus* (Stahl) aus dem mittleren Lias von England (nach Phillips, Taf. 3, Fig. 8), Ventralansicht. l_1 Querschnitt der Alveolargegend, l_2 Seitenansicht von rechts, l_3 Querschnitt eines kleineren Stückes aus dem schwäbischen Lias δ (nach Quenstedt 1849, Taf. 24, Fig. 20 *c*) — Diese Form erinnert durch die Form und den Querschnitt so auffallend an die *Duvaliinae* (Fig. 93 *b*), daß man an eine Verwandtschaft denken kann. Dieselbe wäre als bewiesen anzusehen, wenn die Rinne bei *l* dorsal, und ein schlankes Jugendrostrum im Innern läge, was natürlich Phillips nicht hätte auffallen können.

Kompression, die dorsal stärker betont erscheint. Bekannte, wenn auch zum Teil nicht eindeutig gekennzeichnete Arten sind, außer den bereits genannten: *P. carinata* (Zieten), *P. nigra* (Lister), *P. elongata* (Miller), *P. virgata* (Mayer), *P. Milleri* (Phill.), *P. faseola* (Dumortier), *P. apicicurvata* (Blainv.). Die jüngste scheint *P. Whitbyensis* (Oppel) im ob. Toarcien zu sein. — Auch *B. trabecula* Liss. 1915 gehört wohl hierher, trotz allgemeiner Ähnlichkeit mit *Cylindroteuthis*. Sehr verschieden ist die Form der Spitze, die bald kurz, spitz, kegelig, bald lang zulaufend, bald gerade gestreckt, bald dorsal abgebogen ist, bald deutliche Spitzenfurchen (dorsolateral und ventral) trägt, bald solche mehr oder weniger vollständig vermissen läßt. Eine leicht keulige Verdickung ist öfter zu beobachten und solche Schwankungen zeigen sich, etwas weniger weit ausgreifend, auch innerhalb der Arten. Auch der im allgemeinen sehr stumpfe Phragmoconwinkel schwankt stark, etwa zwischen 23 und 28°. In der Regel beträgt er 26—27°.

Die Gattung *Pseudohastites* n. gen.

Hierher rechne ich *Passaloteuthis*-artige Formen, die durch Streckung und keulenförmige Verdickung der Enden sich den Hastiten nähern. Nun ist eine leichte Anschwellung auch bei typischen *Paxillosi* zu bemerken. Aber in der Art, wie wir dieselbe bei *B. scabrosus* Phill. (Fig. 88 c) finden, kennen wir das doch nicht bei solchen (Fig. 85 f ?) und machen darum diese Art zum Typ einer neuen Gattung. Leider ist es ein Unikum, doch so scharf geprägt, daß keine Unsicherheit besteht. Besonders schließen die drei Spitzenfurchen einen Anschluß an *Hastitinae* aus. — Vielleicht gehört auch *B. Charmouthensis* (p. 226) hierher. Die Fundorte gehören wohl zu Lias γ.

Die Gattung *Gastrobelus* nov. gen.

Hierher als Typ *B. ventroplanus* Voltz (Fig. 85 d). Die Eigentümlichkeit dieser Form rechtfertigt die generische Unterscheidung durchaus. Auffallend ist das stumpfe Hinterende und die starke Abplattung der Bauchseite des Rostrums. Diese ist rückwärts leicht nach oben gebogen, furchenlos, höchstens mit flachen Seitenstriemen. Das Ende kann sehr deutlich keulenförmig sein oder mehr gleichmäßig zylindrisch erscheinen. Die Apikallinie ist stark gebogen und exzentrisch (2 : 1). Der Phragmoconwinkel ist stumpf

(etwa 26°) und die Alveole kreisrund. Diese Art ist im Lias ob. γ und unt. δ Schwabens und Bayerns verbreitet und kommt auch im Elsaß und Rhonebecken vor (vgl. Werner 1912, p. 116 bis 117, Taf. 10). Anzuschließen sind als besondere Varietäten oder Arten *B. subdepressus* Voltz und (?) *B. umbilicatus* Blainv. — Die Jugendformen sind schlank, mehr zylindrisch, weniger abgeplattet und exzentrisch.

Die Stellung von *G.* ist unsicher. Werner stellt ihm zu *clavatus*, d. h. unseren *Hastitinae*, doch besteht dafür kein triftiger Grund. Der innere Bau spricht durchaus dagegen.

Die Gattung *Pleurobelus* nov. gen.

Hierher als Typus *B. compressus* Stahl, sozusagen der Antipode der vorigen Gruppe. Vergleiche Werner 1912, p. 117: Das Rostrum „hat, von der Seite gesehen, Keulenform. Diese kommt so zustande, daß der Stiel, der in der Gegend des Phragmoconanfangs einen fast quadratischen Querschnitt besitzt, gegen das Hinterende zu stark komprimiert wird und zwar so, daß der Rücken schmäler wird als der Bauch. Diese Kompression ist das charakteristische Merkmal" . . . „Das Hinterende ist meist stumpf und dem Rücken zugekehrt. Es besitzt zwei kurze, flache Dorsolateralfurchen, während den „Stiel" entlang jederseits zwei, selten mehr Striemen dem Hinterende zulaufen, von denen die dem Bauch benachbarten am kräftigsten ausgebildet sind." Der Phragmoconwinkel ist 25°. Vorkommen im Lias δ Schwabens, Bayerns, Norddeutschlands, des Rhonebeckens und Englands, auch im schwarzen Alpenkalk bei Corps.

Auch für diese Form ist bisher die verwandtschaftliche Stellung nicht klargestellt. Wenn die Jugendstadien *Nannobelus*-förmig sind, wie Werner (Taf. 11, Fig. 6b) vermuten läßt, gehört sie neben *Passalotheuthis* und wäre an Formen wie *P. virgata* leicht anzuschließen. Andernfalls müßte ihre Stellung bei den *Duvaliinae* in Betracht gezogen werden. Doch ist auch hier ein stumpfer Profilwinkel des Phragmocons (25°) festzustellen. (Die genannte Art hat nur 23°).

Die Gattung *Salpingoteuthis* Lissajous 1915.

Hierher sind eine Reihe von Arten, zum Teil problematische, zu stellen, bei denen die Besonderheit darin liegt, daß auf den

soliden kurzen, *Odontoybelus-* bis *Dactyloteuthis*-artigen Jugendteil des Rostrums ein undeutlich oder anscheinend gar nicht geschichteter Teil folgt, der (bei der Entstehung) eine rasche, sozusagen übereilte Verlängerung bewirkte, und erst nachträglich wieder in einen soliden Mantel von Schalenlamellen eingehüllt wurde. Die Grundform ist schlank-kegelig. Als typische Art wollen wir, nach Lissajous (p. 18), *B. trisulcatus* Blainv. bezeichnen. Ihr schließen sich *B. brevisulcatus* Quenst., *B. longisulcatus* Voltz, *B. tricanaliculatus* = *quadricanaliculatus* Zieten, *B. acuarius macer* Quenst., *B. tripartitus sulcatus* Quenst., *B. unisulcatus* Blainv. (?), *B. sulcistylus* Phillips, *B. Tessoni* d'Orb. an. Vielleicht gehört auch *B. Blainvillei* Desh. (Bayle, Taf. 30) hierher (vgl. p. 245 sowie Fig. 89). Jedenfalls wollen wir auch *B. acuarius* Schlotheim nebst Anhang, nämlich *B. gracilis* (Stahl) Zieten, *B. acuarius ventricosus* Quenst., *B. tubularis* Young u. B., *lagenaeformis* Ziet. hierher stellen und auf die Beziehung zu *Dactyloteuthis* Bayle (unten) hinweisen. Die jungen Stücke von *Salp. acuaria* bzw. die Fragmente, bei denen die aufgesetzten Endspitzen abgebrochen sind, sehen zum Teil auffallend *Dactyloteuthis irregularis* ähnlich (vgl. Bayle). Sie können aber auch spitz auslaufen, wie *Bel. regularis* Phill. (Fig. 86 d) und man darf darum auf diese Beziehung keinen allzu großen Wert legen. Andere Anklänge bestehen gegen *Aulacoteuthis*, *Megateuthis*, *Odontobelus* hin. Ontogenetisch zeigt die Gruppe eine seltsame Zwitterstellung: Die Jugendrostren sind, soweit sicher bekannt, schlanker als bei *Megateuthis*, nämlich mehr einem gestreckten *Nannobelus acutus* vergleichbar, wie wir sie bei den *Passaloteuthis*-Arten kennen. Ein *Dactyloteuthis*-artiges Zwischenstadium ist sicher nicht allgemein. Abel hat (1916) *B. acuarius* zum Typus seiner neuen Gattung *Cuspiteuthis* gemacht. Auf Grund der Bildung des „Tubulus" ist die Art wohl richtiger hier anzufügen (vgl. Zittel 1885, Fig. 678, 679 u. 687, p. 504). Der Profilwinkel des Phragmocons beträgt bei *S.* 25—27°, bei *Dactyloteuthis* nur 23° (Werner 1912).

Die Gattung *Dactyloteuthis* Bayle 1878.

Hierher *B. irregularis* Schlotheim (Fig. 85 i) und seine Verwandten, eine Gruppe, die problematische Beziehungen zu der vorigen Gattung zeigt. Ihre Abgrenzung gegen *Brachybelus* und *Passaloteuthis* ist nicht sichergestellt. *B. regularis* Phill. (1886, Taf. 15, Fig. 38) gehört offenbar zur letzteren. Das stumpfe Ende, mit oft

zerstörtem, kleinem aufgesetzten Spitzchen (vgl. Bayle 1878, Taf. 28) darf eigentlich nicht als Gattungsmerkmal angesehen werden; aber die Hauptart kann ohne Störung des Bildes bei keiner anderen Gattung untergebracht werden. Vielleicht hat Bayle doch recht, wenn er mit *B. irregularis* direkt einen Teil unserer *Salpingoteuthis*

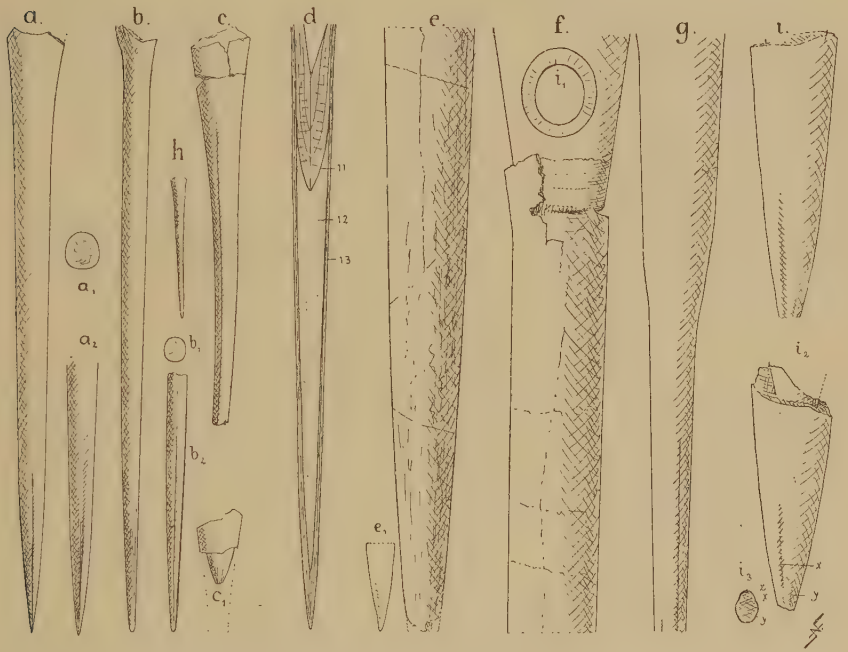


Fig. 86. Zur Morphologie von *Salpingoteuthis* (*a—d*) und *Megateuthis* (*e—i*). *g* 1/4, andere 1/2 nat. Größe.

a „*B. acuarius gracilis*“ nach Quenstedt 1845, Taf. 25, Fig. 4 *a* von der linken Seite. Lias ε Holzmaden. a_1 Querschnitt, a_2 Ventralansicht der Spitze.

b „*B. acuarius tubularis*“ ibid. Fig. 10 *a*, b_1 Querschnitt, b_2 Ventralansicht der Spitze. Lias ε Ohmden.

c „*B. acuarius macer*“ (ibid. Fig. 21). Lias ζ Ohmden. c_1 Bruchstück mit Jugendrostrum (Fig. 28 ibid.).

d „*B. acuarius*“ aus dem oberen Lias. Original in München (Lehrsammlung). Auf ein solides Jugendrostrum (*11*) folgt ein lockeres, anscheinend ungeschichtetes Mark (*12*) und dann wieder eine normal gebaute harte Rinde (*13*).

e Distalteil des Rostrums von *B. ellipticus* nach Phillips, Taf. 21, Fig. 53. Seitenansicht. e_1 zerstörte Endspitze, die als Fortsetzung hinzuzudenken ist.

f Proximalteil zu *e* mit Phragmoconfragment. ∢ 23°. Aus dem engl. unteren Dogger.

g *B. giganteus ventricosus* (Quenst.) aus Bayle, Taf. 25, Fig. 2. Unterer Dogger. Wohl zu *M. Aalensis* Voltz. 1/4 nat. Größe.

h *B. acuarius*, „Brut“ nach Quenstedt, Taf. 25, Fig. 10. Posidonienschiefer bei Ohmden. Eine kleine Art!

i *B. giganteus quinquesulcatus*, wohl jugendl. *Aalensis*, in der Sammlung des Geol. Institutes zu Jena. i_1 Vorderansicht mit Alveole, i_2 anderes Stück; ebenda. i_3 Querschnitt der Spitze mit den typischen Furchen (*x*, *y*, *z*).

vereinigt ([?] *S. lagenaeformis, acuaria, ventricosa, tubularis*). Ohne eine sorgfältige vergleichende Untersuchung des inneren Baues aller dieser Arten lassen sich diese Beziehungen nicht klarstellen. Vielleicht ist ein Teil an *Dactyloteuthis*, ein anderer an *Odontobelus* anzuschließen?!

Erwähnung verdient an dieser Stelle der problematische *B. enigmaticus* d'Orb. (Pal. fr. jur., Taf. 22, Fig. 1), eine besonders kurze, gerundete Form aus dem Oxfordien mit kurzkegeligem Jugendrostrum. Der Phragmocon ist stark gebogen und ziemlich exzentrisch, die Apikallinie kürzer als der dorsale Radius der Scheide. Die Art kann nur hier mit Vorbehalt untergebracht werden. Jedenfalls ist sie als ein verspäteter Ausläufer der *Passaloteuthinae* zu betrachten, nicht als die Krüppelform eines modernen Typus. Vgl. p. 204 und Fig. 71u, sowie den eigentümlichen *B. penicillatus* bei Phillips 1865, Taf. 1, Fig. 2.

Die Gattung ***Odontobelus*** n. gen.

Hierher wollen wir die Belemniten um *B. pyramidalis* Zieten (Quenstedt 1849, vgl. oben Fig. 84g) stellen, d. h. die gewöhnlichen, nicht abnorm verlängerten, kegelförmigen „*Tripartiti*" Werners 1912). Sie zeigen nebst *Nannobelus*-artigem Umriß, der den mittleren Jugendformen der folgenden Gattung entspricht, ein sehr deutliches Kennzeichen in den drei typischen Spitzenfurchen der jüngeren *Passaloteuthinae*, einer ventralen und zwei dorsolateralen. Die Gestalt schwankt zwischen einem ganz kurzen (obige Art, sowie *B. brevirostris* d'Orb., vgl. Fig. 84f) oder mäßig gestreckten Kegel (*B. conoideus* Oppel, bei Quenst. 1849, Taf. 27, Fig. 4) und schlankeren, wie ihn *B. tripartitus gracilis* Quenst. aufweist (loc. cit., Taf. 26, Fig. 67). Ein mittleres Verhalten zeigt auch *B. oxyconus* Ziet. (loc. cit., Taf. 26, Fig. 19—21). Die Jugendrostren sind ganz kurzkegelig, *Coeloteuthis*- bis *Nannobelus*-artig, wie bei der folgenden Gattung. Der Querschnitt ist stets leicht komprimiert. Daß diese Formen enger zusammen gehören und eine Art Rückfall auf den *Nannobelus*-Typ darstellen, ist augenscheinlich, insbesondere, wenn man außer den genannten Figuren auch Quenstedt 1849, Taf. 27, Fig. 2 u. 4, Taf. 20, Fig. 17, 19—21, Taf. 25, Fig. 1 u. 3, 18, 19, sowie Werner 1912, Taf. 12, Fig. 4, Taf. 13, Fig. 5 (*B. tripartitus crassus*) vergleicht. Diese Gruppe kommt im oberen Lias (ε und δ) und untersten Dogger (α) in weiter Verbreitung vor. — Die größten der hierher zu stellenden

Formen nähern sich unverkennbar *Megateuthis*, die hier offenbar anzuschließen ist. Diese Beziehung wird aufdringlich, wenn man die Abbildungen Philipps von seinem *B. ventralis* (1866, Taf. 17) betrachtet, eine Form, die ganz unverkennbar die Eigenschaften eines *Tripartitus* und *Giganteus* verbindet. Von einem *Quinquesulcatus* unterscheidet ihn nur der Mangel der dorsoventralen und die Betonung der ventralen Spitzenfurchen. Die Jugendstadien sind erst *Coeloteuthis*-, dann schlanker *Nannobelus*-artig. Der Profilwinkel des Phragmocons schwankt mit der Streckung des Rostrums (23—30°). Die Alveole ist stark exzentrisch und gebogen.

Die Gattung *Megateuthis* Bayle 1878.

Die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte veranlaßt uns, an die Gattung *Odontobelus* eine Gruppe von zum Teil außerordentlich schlanken und großen Belemniten anzuschließen, als deren Typus wir *B. giganteus* Schlotheim zu betrachten haben. Die Rostren dieser Art machten postembryonal, wie die Längsschnitte (Fig. 71 g) verraten, ein kurzkegeliges, sich allmählich streckendes *Coeloteuthis*- und *Odontobelus*-Stadium durch, an welches sich weiterhin ein Zustand schloß, den wir mit einer kurzen *Passaloteuthis* vergleichen können. Solche Stadien tragen, bei genannter Art immer deutlich, eine kräftige dorsolaterale und eine schwächere ventrolaterale Spitzenfurche, zu denen eine ventrale und dorsale häufig hinzukommen (Fig. 86 i). In dieser Phase sind verschiedene Megateuthisarten als *B. quinquesulcatus* Blainv. beschrieben oder bestimmt worden[1]). Später tritt eine weitere, und oft sehr ausgiebige Längsstreckung ein, wobei ein gleichmäßig gestreckter Säulenkegel entstehen kann, der oft den Abschluß bedeutet; bei anderen schließt sich daran eine lang-zylindrische Streckung (*Bel. ellipticus* Miller). Statt dessen kann aber auch dem *Quinquesulcatus*-Stadium ein verschmälerter („magerer") Endteil hinten aufgesetzt werden (Fig. 86 g).

Der größte Teil des Rostrums ist bei *M.* stets ungefurcht, von elliptischem (seitlich komprimiertem) Querschnitt; ebenso ist der Phragmocon gestaltet. Die Größe desselben ist für die genauere Beobachtung der feineren Strukturen hervorragend günstig und hat daher von jeher zur Darstellung derselben gedient. Voltz (1830)

1) Schon Quenstedt 1830, p. 166, sieht in dieser Art nur junge Rostren oder Spitzenteile alter Stücke von „*B. giganteus*".

verwendete z. B. „*B. compressus*“ von Gundershofen = *B. Rhenanus* Oppel (Zittel 1885, Fig. 683). Auch der Bau der Conothek ist gut zu beobachten; die Unterscheidung von Perlmutterschicht und Porzellanschicht gelingt an Bruchstücken leicht mit bloßem Auge und ohne alle technischen Mittel. Besonderes Interesse gewinnen diese Formen aber durch die Verknüpfung ältester und einfachster Typen in der individuellen Entwicklung mit verhältnismäßig hoch ausgebildeten (Fig. 72 u. 86).

Die wichtigsten Arten von *Megateuthis* sind die folgenden: *M. ovata* (Blainv.), *M. ventralis* (Phill), *M. opalinus* (Quenst.) (nach Werner), *M. Rhenana* (Oppel), *M. elliptica* (Miller), *M. longa* (Voltz), *M. Aalensis* (Voltz) = *M. ventricosa* (Quenst.), *M. crassa* (Werner) = *M. gigantea* (Phill., Bayle). Als Sammelname, besonders für die Arten nach *Rhenana*, gilt *B. giganteus* Schloth.

Möglicherweise steht *M.* nahe bei *Salpingoteuthis*[1]) (vgl. Fig. 86). Die offenbar sekundäre Verlängerung der Spitze, zu der alle Arten, wenn auch in sehr ungleichem Grade, neigen, geschieht, wie dort, mit einer Art Übereiligkeit, aus der sich ein Wegfall deutlicher Schichtung und radialfaseriger Struktur ergeben kann. Der Längsschnitt zeigt dies in verschiedenem Grade. D'Orbigny (Pal. fr. jur. Taf. 14, Fig. 1) stellt z. B. eine solche Form dar, bei der im verlängerten Endteil eine ungeschichtete Füllung schwarz eingetragen ist.

Die Spitzenfurchen variieren stark. Ventrale, dorsolaterale und ventrolaterale können 1. komplett vorhanden oder durch Zwischenfurchen, z. B. eine dorsale, noch vermehrt sein [*quinquesulcata, Aalensis, elliptica, longa, crassa*]. 2. Die ventrolateralen können fehlen und die ventralen umso besser hervortreten [*ventralis, opalinus* (Quenstedt 1849, p. 308, Taf. 42, Fig. 13) in der von Werner (1912, p. 133, Taf. 12, Fig. 4!) dargestellten Form (vgl. auch Janensch 1902, Taf. 12, Fig. 7)]. 3. Auch die ventralen können fehlen oder doch sehr undeutlich sein (*Rhenana*).

Der Profilwinkel des Phragmocons schwankt mit dem Grade der primären Streckung des Rostrums stark. Er beträgt bei *M. elliptica* nur 20°, bei *M. Aalensis* u. a. 27°. Der Frontalwinkel ist bei der starken Kompression viel geringer (23° bzw. 16°). Natürlich bedingt dies auch eine seitliche Abplattung des Mantelsackes und das

1) Die Übereinstimmung drängt sich auch bei Betrachtung kegeliger Varietäten von *Rhenana* mit *S. sulcata* oder *S. Raui* auf (vgl. Werner 1912, Taf. 12, Fig. 2 mit Taf. 11, Fig. 7 u. 8!). Der Anschluß an *Odontobelus* ist sicher gemeinsam.

Tier von *M. elliptica* mag so ein schlanker, eleganter Schwimmer gewesen sein, während *M. Aalensis*, wie die meisten *Passoloteuthinae*, recht plump zu denken ist (Fig. 67, 72, 73).

Die Gattung *Brachybelus* Naef 1922.

Hierher die kurzen, dicken, stark exzentrischen (2:1) Belemniten aus dem mittleren Lias bis unteren Dogger, aus denen wohl *Homaloteuthis* herzuleiten ist. Durch die Kürze der Rostren gleichen sie der Gattung *Nannobelus*, in der mehr säuligen Ausbildung erinnern sie an *Passaloteuthis*. Die mit der Exzentrizität zusammenhängende Biegung der Apicallinien (Fig. 71 f und s) betont den Unterschied und bedingt oft eine dorsal gewendete Spitze. Der Querschnitt ist meist ganz leicht komprimiert, oval bis gerundet vierseitig. Spitzenfurchen können ventral und dorsolateral sehr deutlich hervortreten. Die Jugendrostren schwanken zwischen einer *Coeloteuthis*- und kurzen *Nannobelus*-Form, wie wir sie von *Megateuthis* kennen. Sie sind also im allgemeinen kürzer als bei den Passaloteuthisarten. Lissajous vereinigt *Br.* zum Teil mit *Pachyteuthis*, der Exzentrizität wegen. Diese Gattung (s. dort) hat aber ein ganz anderes Jugendrostrum und gehört einem viel jüngeren Zweige der Familie an. Eher ist eine Beziehung zu *Dactyloteuthis* anzunehmen.

Als typische Art bezeichnen wir *B. breviformis* (Voltz). Ihm schließen sich die folgenden mehr oder weniger eng an: *B. Zieteni* (Werner) (= *breviformis* Zieten, vgl. Fig. 85 a), *B. Gingensis* (Oppel), *B. meta* (Blainv., vgl. Werner 1912, Taf. 12), *B. incurvatus* (Zieten), *B. brevis* (Blainv.), *B. insculptus* (Phill. 1864, Taf. 4 und 5), *B. conulus* (Römer), *B. vulgaris* (Young und B.), *B. rudis* (Phill. 1866, Taf. 16), *B. „abbreviatus"* (d'Orb., Pal. fr. jur. Taf. 9), *B. „excentricus"* (Ibid. Taf. 17). *B. crassus* Voltz.

Die Gattung *Homaloteuthis* Stolley 1919.

Hierher *B. spinatus* Quenstedt (1858) und verwandte Formen aus dem unteren Dogger. Dieselben haben eine glatte, scharfe, dorsal gewandte Spitze ohne Furchen oder höchstens mit Andeutungen von solchen. Auch scheint das Jugendrostrum hier mehr gestreckt zu sein (Fig. 71), als bei *Megateuthis;* sonst könnte man *H.* auch als Untergattung zu *M.* stellen. Wir nehmen an, daß sie aus *Brachybelus,* wie *M.* aus *Odontobelus* hervorgegangen sei.

d) Die Unterfamilie der *Cylindroteuthinae* nov.

Als typische Gattung dieser Unterfamilie bezeichnen wir *Cylindroteuthis* Bayle und fassen darin in der Hauptsache die Arten zusammen, welche Stolley 1919 in den drei „Familien" der *Cylindroteuthidae, Oxyteuthidae* und *Pachyteuthidae* verteilte. Dieselben schließen sich in der Form offenbar an die *Passaloteuthinae* an, unterscheiden sich aber von diesen durch sehr gestreckte, schlanke, keulenförmige oder stabförmige Jugendrostren (Fig. 71 l—o). Solche treten zwar auch bei den *Belemnopsinae* und *Duvaliinae* auf; doch sind diese Unterfamilien außerdem durch scharfe Sondercharaktere gekennzeichnet, die hier fehlen. Die *Cylindroteuthinae* sind entweder als Abkömmlinge der *Passaloteuthinae* aufzufassen, bei denen eine gestreckte Stab- oder Keulenform des Rostrums früh erreicht und weiterhin abgewandelt wurde oder aber sie müssen auf Hastiten zurückgeführt werden. Der Entscheid darüber könnte nur durch Nachweis des Vorhandenseins oder Fehlens vermittelnder Formen geführt werden; doch spricht die Exzentrität (Fig. 71), sowie die ganze Form der Rostren, eher

Fig. 87. Ein besonders schöner Belemnitenschulp aus dem Oxfordthon Englands; nach Mantell 1848 (vgl. auch 1850), $^1/_2$ nat. Gr. — Es handelt sich um eine *Cylindroteuthis Puzosi* (d'Orb.), bei der außer Rostrum (*R*) und Phragmocon (*Ph*) das Proostracum (*Po*) zum Teil wohl erhalten ist und im natürlichen Zusammenhang mit den anderen Teilen steht, die Auffassung von Voltz (p. 168) bestätigend. Man unterscheidet sehr wohl die verstärkten Seitenplatten jederseits neben der fiederstreifigen zarten Mittelplatte. Dieselbe ist nach Fig. 63 *b* ergänzt zu denken. Man vergleiche für die Rekonstruktion des Ganzen auch Fig. 90. Wichtig ist die direkte Feststellung der Verbindung zwischen den drei Hauptteilen eines Belemnitenschulps, die sonst fast überall nur erschlossen ist. Auf dem Petrefakt der Fig. 66 *c* fehlt noch die deutliche Zeichnung des Proostracums, dessen Umrisse und Skulptur nicht klar hervortreten. Die Figur ist aus Zittel 1885, p. 501 entnommen und auch bei Keferstein 1866, Taf. 131 schon abgedruckt.

für einen Anschluß an *Passaloteuthinae*. Die Verbindung muß dann bei Formen wie *Pseudohastites* (p. 234, Fig. 88 e) gesucht

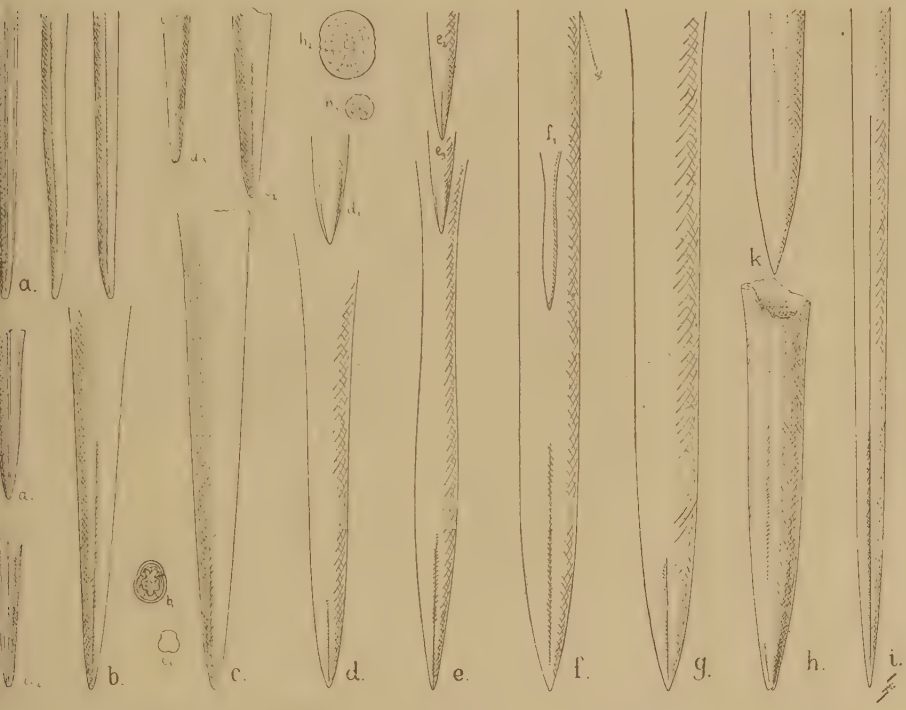


Fig. 88. Sekundäre Verlängerung und Verkürzung des Rostrums bei den Gattungen *Salpingoteuthis* (*a—d*), *Pseudohastites* (*e*) und *Cylindroteuthis* (*f—i*).

a B. acuarius tricanaliculatus nach Quenstedt 1849, Taf. 25, Fig. 13. Dorsal-, Seiten- und Ventralansicht. Aus Lias ζ von Heiningen. a_1 kürzeres Stück. a_2 *B. quadricanaliculatus* nach Phillips, Taf. 13, Fig. 35, dorsal; a_3 derselbe, ventral (wohl alle identisch).

b B. acuarius longisulcatus (Quenst., Taf. 25, Fig. 33 *a*). Lias ε. b_1 Querschnitt zu *b*. (Im Innern die alten Spitzenfurchen!)

c B. tripartitus (Quenst., Taf. 26. Fig. 16 *a*). Seitenansicht. c_1 Querschnitt der Spitze, c_2 Ventralansicht derselben (Lias ε).

d B. Ilmenstrensis nach Phillips (Taf. 12, Fig. 30). Ventralansicht. d_1 Dorsalansicht der Spitze.

e B. scabrosus nach Phillips (Taf. 20, Fig. 51) aus dem oberen Teil des unteren Lias (γ?). Seitenansicht. e_1 Dorsal-, e_2 Ventralansicht der Spitze.

f B. spicularis nach Phillips (Taf. 33, Fig. 82). Ventralansicht. Darin das Jugendstadium f_1. (Ebenso verhält sich dieses bei „*B. Owenii* var. *Puzosianus*", Phill., Taf. 31, Fig. 76).

g Cylindroteuthis Puzosi (d'Orb.) nach Bayle, Taf. 25, Fig. 1.

h B. nitidus nach Phill., Taf. 13, Fig. 34, Seitenansicht. h_1 Querschnitt der Spitze, h_2 Querschnitt in der Mitte.

i B. porrectus nach Phill. 1870, Taf. 32, Fig. 80. Vorn etwas gekürzt, also um die Länge des punktierten Pfeiles in unveränderter Gestalt zu verlängern. Ebenso bei *f*.

k „*Oxyteuthis*, bzw. *Aulacoteuthis*" von rechts gesehen in der hinteren Hälfte (also nach vorn um die eigene Länge gleichmäßig fortgesetzt zu denken). Nach Stolley 1911, Taf. 8, Fig. 2. Verlauf der Seitendoppelfurchen!

werden. Vielleicht kommt als vermittelnde Art *B. trabecula* Liss. (1915, Taf. 1, Fig. 7—8) in Betracht (Lias *γ*).

Die Gattung *Cylindroteuthis* Bayle 1878.

Hierher die an *B. Puzosi* d'Orb. sich anschließenden Arten, wie sie im oberen Dogger mit *B. redivivus* Blake auftreten und bis ins obere Neocom fortsetzen (*B. speetonensis* Pavlow). Einige der wichtigsten sind *B. magnificus* d'Orb., *B. porrectus* Phill. und *B. obeliscus* Phill. Die im allgemeinen schlankzylindrische Form des Rostrums wird äußerlich noch durch eine wenig tiefe, manchmal durch Korrosion verstärkte Ventralfurche gekennzeichnet, welche mehr oder weniger weit vom Hinterende aus nach vorn reicht. Belemnopsis-artige Rostren mit tiefer, die Alveole erreichender und den hinteren Teil derselben begleitender Ventralfurche stellen wir nicht hierher, sondern zu *Aulacoteuthis*, während Stolley sie hier unterbringen will (vgl. p. 245).

Die Gattung *Pachyteuthis* Bayle 1878.

Hierher *B. excentralis* Young und Bird (1822) als Typus, sowie dessen Verwandte (*B. subquadratus* Roemer, *B. lateralis* Phill. *B. explanatus* Phillipps, *B. Panderianus* d'Orb. u. a.). Auch die von Stolley (1911) als *Acroteuthis* unterschiedenen Arten (Fig. 74) rechnen wir hierher. Durch die gedrungene Form des erwachsenen Rostrums und die starke Exzentrizität seines Wachstums schließen sich die *Pachyteuthis*-Arten an *Brachybelus* an. Von diesen unterscheidet sie aber scharf das Jugendrostrum, äußerlich auch die bedeutendere Streckung des erwachsenen Stachels. *Pachyteuthis* tritt erst im oberen Dogger auf und ihre Besonderheit ist schon Quenstedt (1849) aufgefallen, der den exzentrischen Zuwachs und die Jugendform darstellte (p. 427, Taf. 27, Fig. 5, Taf. 30, Fig. 27) (vgl. auch Keferstein 1866, Taf. 131, Fig. 15 u. 20).

Die Gattung *Oxyteuthis* Stolley 1911.

Als Typus dieser Gattung hat nach Stolley *B. brunsvicensis* v. Strombeck zu gelten, eine im Umriß *Cylindroteuthis*-artige Form ohne ventrale Furchen, im oberen Neocom massenhaft, aber ohne bedeutende Artengliederung vertreten (Fig. 71 l, o). Von den schlanken *Passaloteuthis*-Arten unterscheidet sie sich durch die Bildung des Jugendrostrums, im Umriß besteht große Ähnlichkeit. Außer der typischen Art nennt St. 1911 eine neue *O. pugio* und

O. Jasikovi Lahusen (p. 178). Die folgende Gruppe ist ursprünglich als Untergattung aufgestellt; 1919 (p. 51) erhält sie den Rang einer besonderen Gattung.

Die Gattung *Aulacoteuthis* Stolley (1911) 1919.

Als Charakterform derselben bezeichnet Stolley (1911, p. 175) *B. absolutiformis* Sinzow, die sich von *Cylindroteuthis* und *Oxyteuthis* s. str. durch eine tiefe und lange Ventralfurche unterscheidet und damit den Habitus einer *Belemnopsis* trägt. Unter demselben Namen stellt Lissajous (1915, p. 25—26) eine Gattung auf, die sich teilweise mit der Stolleys deckt. Außer der genannten Art wird hier *B. absolutus* Fischer v. Waldh. untergebracht und als Charakterform bezeichnet. Gegen eine entsprechende Erweiterung würde St. die 1919 (p. 52—56) vorgebrachten Erwägungen geltend machen; doch glaube ich nicht, daß er dieselben in allen Teilen aufrecht erhalten wird. Die Übereinstimmung von *B. absolutiformis* mit *absolutus* ist zu beachten, umsomehr als es eine Reihe anschließender Arten gibt, die im Sinne Lissajous hier sehr glücklich vereinigt werden können. Freilich besteht bei mehreren der Zweifel, ob sie nicht zu *Belemnopsis* gehören, was erst durch Feststellung des Alveolarschlitzes entschieden würde. Sie zu *Cylindroteuthis* zu stellen, ist aber sicher der Übersicht und Ordnung des Systems nicht günstig. Ich nenne hier: *B. grantianus* d'Orb., *B. sulcatus* (Miller) Phill. Ferner ist auch der Anhang von *B. Blainvillei* Voltz (Fig. 89) hier noch zu prüfen, Arten, die St. auch als Angehörige von *Cylindroteuthis* oder *Belemnopsis* betrachtet. (*B. alpinus* Ooster, *unicanaliculatus* Zieten, *B. subblainvillei* Deslongchamps, *B. infracanaliculatus* Quenst., ferner *B. Munieri, tetramerus, brevicanalis* etc. Deslongchamps). Ohne Untersuchung auf Alveolarschlitz und Jugendrostrum ist darüber nichts sicheres auszumachen. (Man vgl. auch *Salpingoteuthis!)*

Die Gattung *Rhaphibelus* nov. gen.

Hierher die auf Fig. 90_{12} dargestellte Belemnitenform aus dem oberen Malm. Sie ist vielleicht identisch mit *B. acicula* Münst. 1830 (p. 8, Taf. 1, Fig. 14) (vgl. auch Keferstein 1834, p. 424 und d'Orbigny 1845, p. 567, 1846, Pal. étr., Taf. 37, Pal. univ., Taf. 77, Fig. 7). Doch kann sich diese auch auf die in

Fig. 64 c dargestellte Belemnoidenart beziehen, deren Zugehörigkeit völlig dunkel ist. (Vgl. *Belemnoteuthis!)*

Rhaphibelus acicula ist ein auffallend kleiner dünner, ausgesprochen nadelförmiger Belemnit der Solnhofener Schiefer ohne erkennbare Furchen und von kreisrundem Querschnitt. Er erinnert in der Form an die gestreckten dünnen Salpingoteuthisarten (*S. gracilis*, Fig. 86 b), kann aber natürlich nicht damit vereinigt werden, dazu ist der zeitliche Abstand zu weit. Auch ist die absolute Größe nicht so unwesentlich. Sie legt es nahe, hier eine Jugend-

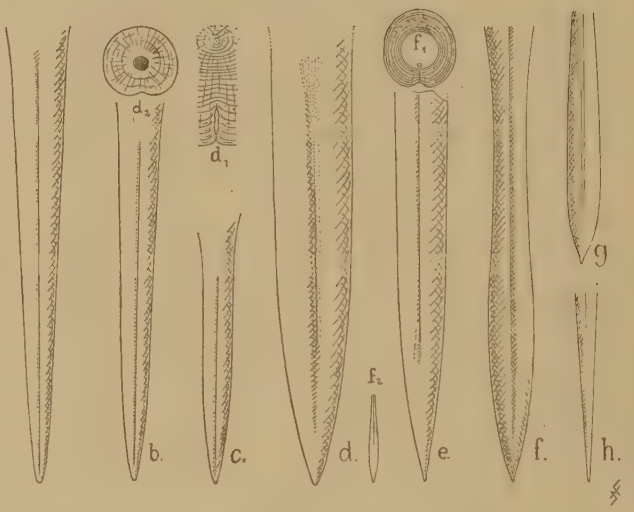


Fig. 89. Zur Morphologie der *Belemnopsinae*. ½ n. Gr. (Ventralansichten bis auf *g*, d_1, d_2.)
a „*Belemnopsis*" *unicanaliculata* Hartm. nach Bayle, Taf. 30, Fig. 2. Les Moutiers près Caen. mit vorn verstreichender Längsrinne. (Wohl mit der folgenden Form nahe verwandt.
b Belemnites Blainvillei nach Phillips, Taf. 25, Fig. 59 von Sherbourne.
c Kürzere Varietät (*a—d* gehören wohl zu den Cylindroteuthiden [*Aulacoteuthis!*], müssen aber auch mit *Salpingoteuthis* [Fig. 88] und *Belemnopsis* verglichen werden.)
d B. sulcatus nach Phillips, Taf. 30, Fig. 75 (Vgl. p. 248). d_2 Querschnitt im hinteren Teil der Alveole. d_1 Querschnitt in der Gegend des Einschnitts, der eine deutliche Einbiegung der Rostrallamellen zeigt.
e Belemnopsis Bessina (d'Orb.) nach Bayle, Taf. 30, Fig. 1.
f B. hastatus nach Quenstedt, Taf. 29, Fig. 14 a. f_1 Querschnitt in der Aveolargegend mit Ventralschlitz (Orig.). f_2 Jugendrostrum nach Quenst., Taf. 29, Fig. 35 a.
g B. „*subfusiformis*" nach Quenst., Taf. 29, Fig. 43. Seitenansicht.
h B. Baudouinii nach d'Orbigny (Pal. fr. t. crét. Taf. 5, Fig. 1), nach dem Querschnitt durchaus *Belemnopsis*-artig. Die Form ist so prägnant, daß ich eigenes Genus „*Belemnoconus*" dafür aufstellen möchte, da ein weiteres Exemplar auch aus dem engl. Neocom bekannt geworden ist (Dixon 1878, Taf. 27, Fig. 29).
a—d gehören vielleicht zu *Aulacoteuthis*, die übrigen zu *Belemnopsis (e)* und *Hibolites (f, g)*.

form zu sehen, die natürlich nicht zu *S.* gehören kann. Wohl aber könnte sie dem keulenförmigen Jugendrostrum vorangehen, das die *Duvaliinae*, *Belemnopsinae* oder *Cylindroteuthinae* des Malm zeigen. Gute Stücke liegen in München.

e) Die Unterfamilie der *Belemnopsinae* nov.

Hierher die „*Basisulcati*" Römer 1836, die „*Canaliculati*" d'Orbigny 1842, Deslonchamps 1878, Mayer 1883, Quenstedt 1885, Zittel 1887, Neumayer 1890, Pavlow 1892, oder die „*Hastatidae*" Stolley 1919. Dazu auch die „*Belemnitellidae*" Stolley 1919.

Als Charakterform der besonders wichtigen und bekannten Gruppe bezeichne ich die Gattung *Belemnopsis* Bayle und als Hauptkennzeichen ein stab- bis keulenförmig gestrecktes Jugendrostrum und eine tiefe ventrale Alveolarfurche, verbunden mit Alveolarschlitz. Die Gestalt der Rostren ist im übrigen sehr wechselnd. Schlank kegelförmige Gestalten, stabförmige und keulenförmige von verschiedenem Querschnitt kommen vor, die Bauchfurche kann sich auf das Alveolarende beschränken oder weiter, oft bis zum Hinterende reichen. Von der Gestalt des Proostracums und Phragmocons haben wir zunächst die Kunde, die sich aus den Alveolen herauslesen läßt (vgl. d'Orbigny, crét., Taf. 5, Fig. 15) und dasselbe Bild, das wir für *B. giganteus* gezeichnet haben, ergibt. Doch haben wir davon auch direkte Kenntnis: Im Malm sind Rostren von *B. semisulcatus* samt Resten des Kegels und Abdruck der Rückenplatten erhalten geblieben (vgl. p. 180); dieselben ergeben durchaus den Charakter von *Acanthoteuthis speciosa* (Fig. 63), die vielleicht selber hierher gehört. Das Gesamtbild, das sich von der Schale einer hierher gehörigen Art unter dieser Voraussetzung mit größter Vollständigkeit und Zuverlässigkeit zeichnen läßt, ist auf Fig. 90 geboten. Mindestens liefert diese eine sorgfältige Rekonstruktion.

Maßgebendes Kennzeichen der Unterfamilie sind die ventralen „Alveolarschlitze", ein Merkmal, das sich durch die leicht gelingende mediale Spaltung (p. 200) untersuchen läßt. Dabei zeigt eine typisch begrenzte Stelle der Spaltungsfläche, das „Schlitzfeld", eine absolut glatte Beschaffenheit und vielfach eine leichte Bedeckung mit einer dünnen Schicht kreidiger Kalkmasse, die von Manchen als eine dem Ostracum angehörende Fortsetzung der Conothek ins Rostrum hinein gedeutet wurde. Diese Auffassung ist sicher nicht richtig. (Vgl. dieselbe bei Deslongchamps 1878, der sie von Munier-Chalmas übernommen hatte). Eine „Ostracumlamelle", wie Neumayr (1889) die angenommene Bildung nannte, ist bei *Belemnopsis* und *Hibolites* nicht nachzuweisen. Doch sind die an der Stelle der Alveolarfurche eingezogenen Schalenlamellen (Fig. 89 f_1)

in der Mitte anscheinend unterbrochen oder nur durch einen außerordentlich schmalen Streifen hinfälliger Schalenmasse verbunden. Die Reste derselben sind dann in dem gefundenen Überzug des Schlitzfeldes zu sehen, das aber auch von eingedrungener fremder Substanz stammen könnte. Bei *Belemnitella mucronata* Schloth., welche dieselbe Bildung in sehr scharf ausgeprägter Form zeigt (Fig. 70), erkennt man daran folgendes: Auf der Innenseite der intakten Alveolenteile laufen längs der Alveolarfurche zwei parallele scharfe Linien herunter, die man für ein Produkt des Sipho halten könnte; sie gehören aber zur Scheide (denn das Ostracum ist glatt abgelöst) und man kann den dazwischenliegenden Teil derselben als feinen Keil leicht herausprengen. Dieser reicht natürlich als messerscharfe Kante oder Lamelle in den Alveolarschlitz hinein und ist zweifellos als ein differenter Teil der Scheide anzusehen und der sogenannten „Ostracumlamelle" homolog. Eine offene Spalte kann hier nicht bestanden haben und wir tun sicher richtiger, indifferente Bezeichnungen für diese höchst charakteristischen Bildungen zu wählen. Wir wollen die Unterbrechung der normalen Rostrummasse im Medianschnitt als „Schlitzfeld" und ihre problematische Ausfüllung als „Stratum medianum" bezeichnen.

Sonderbarerweise tritt gerade bei einer Art, deren Zugehörigkeit zu den *Belemnopsinae* kaum zweifelhaft erscheinen möchte, nämlich *B. sulcatus* Miller aus dem Oxfordclay, eine Komplikation dieses Gebildes auf, das dessen Charakter zum Teil erhellen, zum Teil verdunkeln will (Fig. 89 d). Hier vertieft sich nämlich von der Alveole an rückwärts die Mitte der Ventralfurche schnittartig oder rißförmig. Wenn man dann die Querschnitte untersucht (d_1), so findet man die Zuwachslamellen in der Mitte eingebogen und zum Teil nicht dicht aufeinanderschließend, so daß Längsspalten unter der Furche entstehen. Dieses Verhalten bestärkt mich in der Vermutung, daß es hier besonders festhaftende oder in diesem Falle eindringende Bänder seien, welche eine Störung in der Ausbildung der medialen Rostrumlage bewirken und damit die ganze Differenzierung des Rostrums in dieser Zone hervorbringen konnten.

Die Gestalt des Schlitzfeldes und seine Korrelation zu Phragmocon und Rostrum zeigt starke Variationen. Bei den ältesten *Belemnopsis*-arten (vgl. Fischer 1887, p. 361, Fig. 139), z. B. *Bessina*, reicht das Schlitzfeld sehr weit nach hinten und verstreicht allmählich gegen die Ventralfurche hin. Nach Quenstedt verhalten sich *B. canaliculatus* uud *B. hastatus* ebenso. Bei den von

mir untersuchten Formen des *Hibolites hastatus* ist es auf den vorderen Teil des Rostrums beschränkt. Seine innere Begrenzung läuft von der Anfangskammer aus zwar auch steil nach hinten, verliert sich dann aber und das Schlitzfeld schneidet plötzlich quer ab (Fig. 70e) (vgl. damit Quenstedt, Taf. 29, Fig. 29a). Bei Mesohiliten und Neohiboliten rückt diese Grenze noch weiter nach vorn (s. dort), um bei *Belemnitella* und *Aulacoceras* das Extrem zu erreichen.

Die Gattung ***Belemnopsis*** Bayle 1878.

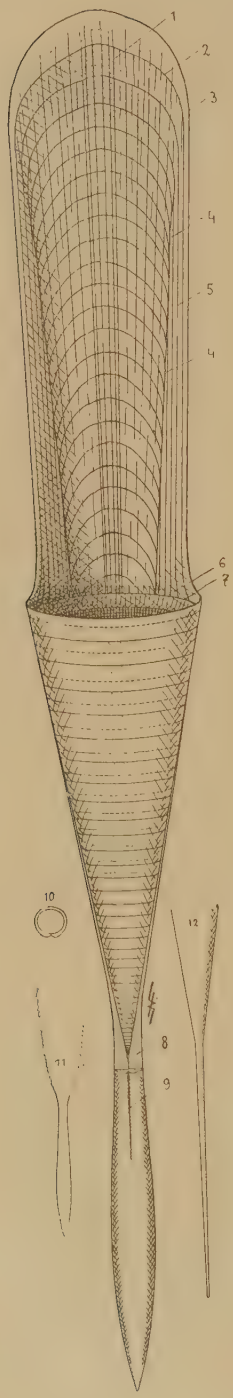
Hierher die *Canaliculati* s. restr. Fischer 1887. *Aulacobelus* Pawlow 1913, *Belemnopsis* Lissajous 1915.

Typus: *B. Bessinus* d'Orb. (Fischer 1887, p. 361), an den sich als bekannte Arten *B. canaliculatus* Schloth., *B. apiciconus* Blainv. anschließen. Der älteste Vertreter der Gruppe könnte *B. Harleyi* Mayer im Pliensbachien (Lias γ) sein, doch ist diese Art problematisch. Sicher tritt *B.* im untersten Dogger auf.

Die Rostren dieser Belemniten sind mehr oder weniger schlank zylindrisch, fast in ganzer Länge gefurcht (Fig. 89e). Auffallenderweise sind mindestens bei den jüngeren die Jugendrostren leicht keulenförmig, also *Hibolites*-artig. (*B. fusiformis* Parkinson soll nach Lissajous, 1915, p. 23, zu *B. Bessina* gehören). Wie die Hiboliten sind sie im Bereich des Kanals dorsoventral zusammengedrückt und auch die Alveole erscheint im Querschnitt queroval. Das Schlitzfeld reicht bei *B.* wohl stets weit rückwärts und läuft allmählich gegen die Ventralfurche aus (Quenstedt 1849, Taf. 29, Fig. 5) (Fischer, loc. cit., p. 248).

Die Gattung ***Hibolites*** Mayer-Eymar 1883.

Typus: *B. hastatus* Blainv. 1827. An demselben schließen sich viele zum Teil verbreitete und bekannte Arten an: *B. Württembergicus* Oppel mit leichter Dorsalfurche; er scheint der älteste *H.* zu sein (Bajocien, Dogger γ). *B. Beyrichi* Oppel, *B. Helveticus* Mayer, *B. latesulcatus* Voltz, *B. semihastatus* Blainv., *B. planohastatus* Roemer, *B. Girardoti* Loriol, *B. semisulcatus* Münst., *B. subfusiformis* Rasp. Das Verhalten des Alveolarschlitzes bei den einzelnen Arten wäre zu untersuchen. Sicher ist, daß die Reduktion desselben von hinten her schon bei *H.* beginnt, und zwar bei den typischen Arten (s. oben, Fig. 70).



Wie wir schon früher (p. 247) erwähnten, besteht die begründete, aber nicht völlig sicher gestellte Ansicht, daß *Hib. semisulcatus* und *Ac. speciosa* Münst. (p. 180) identisch seien. Wenn diese Ansicht zutrifft, vermehrt sich unsere genaue Kenntnis der Belemnitenschale und des Belemnitentieres überhaupt, und dieser Familie im besonderen, ganz bedeutend. Wir können dann für diese Art ein fast voll-

Fig. 90. *Hibolites semisulcatus* (Münst.). Rekonstruktion der ganzen Schale unter der Voraussetzung, daß *Acanthoteuthis speciosa* mit der Art identisch sei, wofür nebst gleichzeitigem Vorkommen die völlige Übereinstimmung in der ganzen Beschaffenheit der Phragmocone spricht. Solche sind selten mit dem Rostrum von *Hib. sem.*, etwas öfter mit Proostracum von *Acanth. sp.* in den lithographischen Schiefern Bayerns und Schwabens gefunden worden. Das Proostracum ist genau nach einem schönen Abdruck (Platte und Gegenplatte) in München gezeichnet (das Original zu Zittel 1885, p. 511); der Phragmocon u. a. nach einem ausgezeichneten (plastisch erhaltenen) Exemplar in Tübingen genau rekonstruierend angesetzt. Das Rostrum wurde nach guten (Münchener) Stücken von *H. s.* angefügt, die noch größere Teile der Scheide (Alveole) tragen. Ebenso ist der Sipho nach einem Münchener Stück eingetragen. Problematisch ist einzig die faktische artliche Identität der Phragmocone der beiden verbundenen Elemente, die bis heute noch nie in guter Erhaltung vereinigt gefunden sind. Ähnliche Rostren und Phragmocone liegen auch von *Hib. hastatus* mehrfach vor. — *1* Mediane Längsstreifen, *2* eine besonders hervortretende Zuwachslinie der Mittelplatte, welche anscheinend einen zarten (unverkalkten) Randteil abgrenzt, *3* Grenze der Mittel- und Seitenplatte am wachsenden Rande, *4* Asymptotenlinie, den Weg anzeigend, den der zuletzt bei *3* liegende Punkt der Matrix im Lauf der Entwicklung zurückgelegt hat, *5* Seitenplatte, Zuwachslinie darin, *6* Vorderrand des Annulus, *7* vordere Suturlinie (die dunkle Fläche bezeichnet das letzte Septum), *8* Rostrumlage, *9* ventrale Alveolarfurche, *10* Querschnitt im hinteren Teil der Alveole, *11* junges Exemplar mit dem Abdruck des Phragmocons. Stück aus Eichstädt, in München. *12 Rhaphibelus acicula* (Münst.) aus Solnhofen (München), nat. Gr. Nadelförmiges Rostrum und Phragmocon.

ständiges Bild nach direkter Beobachtung zeichnen[1]).

1) Man vergleiche meine Fig. 62, 63 *x*, *y*, 67 *b*, 90 und 91, sowie Zittel 1885, p. 511, Fig. 713; p. 520, Fig. 714; Ibid. Grundzüge 1921, p. 587. Das von Zittel dargestellte Proostracum aus Solnhofen ist dasselbe, das ich (in Einzelheiten etwas genauer) auf Fig. 90 zeichne.

Die Frage, ob wir zu einer solchen Identifikation berechtigt seien, ist seit Münster (p. 180) mehrfach aufgeworfen worden. So meint Huxley 1864: „*Acanthoteuthis speciosa* turns out to be one of the *Belemnitidae* but the statements before us leave it doubtful, wether it was, like *Belemnoteuthis*, devoid an elongated guard, or whether it is really a *Belemnites semisulcatus* with the guard broken off." — Dieses Problem ist ohne klaren Erfolg von Angermann 1902 aufgenommen worden. Lassen wir ihn selber sprechen: (p. 230) „Angesichts des vorliegenden Materials von *Acanthoteuthis* und unserer unvollkommene Kenntnis von *Belemnites semisulcatus* ist es unmöglich, den direkten Beweis für die Identität dieser Genera zu liefern. Wir müssen ihn der Zukunft, die einen glücklichen Fund wohl bringen wird, überlassen. Sicher ist jedoch, daß keinerlei Grund vorliegt, *Acanthoteuthis* zu den Belemnoteuthiden zu stellen. Nach dem Stand unserer Kenntnisse kann erstere ebensogut ein *Belemnites semisulcatus* sein". — Dies ist Angermanns auf Grund der anschaulichen Übereinstimmung gefaßte Ansicht. Und es liegen tatsächlich „gewichtige, um nicht zu sagen zwingende Gründe für die Richtigkeit derselben vor, indem" er „an *Acanthoteuthis* zwei sehr charakteristische Merkmale des *Belemnites semisulcatus* mit voller Deutlichkeit nachweisen konnte, von denen das eine mit Sicherheit, das andere mit großer Wahrscheinlichkeit an *Belemnoteuthis* nicht vorhanden ist.": „Die Münchener Sammlung besitzt nun ein zweifelloses *Belemnites semisulcatus*[1]) aus den Solnhofener Schiefern, dessen Proostracum im Abdruck erhalten ist." „*Acanthoteuthis* besitzt das gleiche Proostracum wie *Belemnites semisulcatus*" (p. 229). Ferner stimmt der Bau des Phragmocons bei beiderlei Fossilien völlig überein, insbesondere auch der Abstand der Septen, der in denselben Grenzen schwankt. Dasselbe kann vom Profilwinkel gesagt werden. Bei den besterhaltenen Phragmoconen der *Acanthoteuthis* fand ich denselben zwischen 20 und 22°. Die Alveole eines schönen *Bel. semisulcatus* ergab 20,3°. Doch kommen wohl spitzere Winkel auf beiden Seiten vor, freilich habe ich sie nur an schlechteren Stücken beobachtet. Auch wenn die Identität nicht bestünde, müßte man für *Hib. semisulcatus* den Bau der Fig. 90 annehmen. Nur könnte dann das Proostracum

1) Dieses Stück habe ich nicht finden können und fürchte, daß es sich um eine Acanthoteuthisschale ohne Rostrum, die aus unzureichendem Grund als *B. sem.* angesprochen wird, handelt. Man vgl. die Figuren von Münster 1830, auch bei Buckland 1836 und Quenstedt 1849!

Fig. 91. Eine Armkrone von „*Acantholeuthis speciosa*“ Münst. Photographie in natürlicher Größe, nach einer Platte von Eichstädt (lithogr. Schiefer, ob. Malm) in der Sammlung der technischen Hochschule zu Braunschweig. Es ist das erste Exemplar, an dem mir der Nachweis von vollen 10 Armen sicher gelungen ist. Um denselben zu führen, sind die Hakenreihen zu zählen, von denen nicht alle deutlichen Armabdrücken zugeordnet sind. Man findet dann volle 20 Längsreihen, von deren jeder ein Haken bezeichnet ist (1—20). Man kann die meisten Reihen von dem bezeichneten Haken aus vor- und rückwärts verfolgen und jede von allen anderen wohl unterscheiden. Die Gegenplatte ist in München. Jedenfalls habe ich auch auf einer Platte der bayr. Staatssammlung 19 Reihen von Haken zählen können.

Der Abdruck des Kopfes und Mantelsackes ist sehr unvollkommen. Spuren des Prostracums sind vorhanden und jedenfalls der Tintenbeutel erhalten. Wesentlich sind an

nicht mit den feineren Einzelheiten als direkt beobachtet gelten. Auch der Weichkörper dürfte (p. 7) nach dem allgemeinen Typus (Fig. 62 d, e) prinzipiell so dargestellt werden (Fig. 67 a). Dasselbe gilt für *Ac. speciosa*, der ergänzend eine typische Belemnoidenscheide zugeschrieben werden muß. Besteht die Identität aber wirklich, so kennen wir eine Belemnitenart mit Rostrum, Phragmocon, Proostracum, Mantelsack, Tintenbeutel, Kopf und Armen samt deren Bewaffnung (Fig. 63, 90 und 91).

Ein gewisser Zweifel ergibt sich allein aus einer eigentümlichen Rinne, welche sich auf dem hintersten Teil des Phragmocons von *Acanthoteuthis speciosa* dorsal bei zwei bis drei Exemplaren angedeutet findet (Bayr. Staatssammlung) und die an *Belemnoteuthis antiqua* erinnert (Fig. 67). Doch sind diese Bildungen nicht so völlig übereinstimmend und prägnant, daß man sich sehr darauf stützen könnte; vielleicht sind sie zufällig an ähnlicher Stelle künstlich entstanden, was der Charakter des Gesteins sehr wohl erlauben würde. Jedenfalls handelt es sich um ein sehr fragwürdiges „Kennzeichen" der *Acanthoteuthis*-phragmocone: Während nämlich die Rinne an dieser Stelle bei *Belemnoteuthis* durchaus dem Periostracum angehört, da der Phragmocon selbst, d. h. die Conothek völlig rund ist, verhält es sich hier ganz anders: Ein Periostracum fehlt durchaus, sonst wäre die Bestimmung ja überhaupt nicht fraglich, und die schwache Furche drückt sich in die Conthek bzw. den Steinkern des Phragmocons selber ein, da auch die Conothek hier nicht deutlich erhalten ist. Von direkter Übereinstimmung mit Belemnoteuthis kann also ohnehin in diesem Punkte keine Rede sein. Es fragt sich, ob neue Funde das typische Vorkommen einer derartigen Rinne am fossilen Phragmocon von *Ac.* beweisen. Man müßte dann annehmen, daß sie durch einen sekundären Eindruck vor oder bei der Fossilisation entstanden sei. Denn eine im Verlauf des Wachstums zuerst runde, dann dorsal eingekerbte, dann wieder zugerundete Bildung des wachsenden Phragmocons darf man nicht annehmen. Ich halte die Bildung entweder für zufällig, oder für Abdrücke der bei der Fossilisation samt Scheide entstandenen Hohlform auf dem Phragmocon, nach der Auflösung des Periostracums (vgl. p. 70) entstanden (vgl. Fig. 67 a!). Diese Deutung spräche allerdings für *Belemnoteuthis;* ebenso die Hakenform (p. 186 und Fig. 68 b, e).

dieser wertvollen Platte nur die Arme, die augenscheinlich gleichartig ausgebildet aber ungleich stark sind. Auch die zwei Reihen jedes Armes sind ungleich ausgebildet.

Die Gattung *Dicoelites* Böhm 1906.

Hierher *Belemnopsis*-artige Formen um *Bel. Meyrati* Ooster als Typus, welche außer einer ventralen noch eine dorsale Alveolarfurche mit ähnlichem Schlitzfeld, wie es scheint, zeigen (vgl. Böhm 1906, p. 389 und Lissajous 1915, Taf. 1, Fig. 2 u. 8). Die Gattung umschließt zweifelhafte Formen (vgl. Stolley 1919, p. 44). Einige der wichtigsten sind: *D. sulcacutus* Diener, *D. Waageni* Neumayr, *D. Keuwensis* Böhm, *D. dicoelus* Rothpletz. Die Gruppe scheint durch den ganzen Dogger und Malm verbreitet zu sein; doch ist eine Verwechslung mit gewöhnlichen Hiboliten mit leichter Dorsalfurche *(H. Wuerttembergicus* Oppel?) möglich, ebenso mit *Duvaliinae (B. avena?).*

Die Gattung *Mesohibolites* Stolley 1919.

Hierher die Arten des Neocoms um *B. minaret* Rasp. als Typus (vgl. Stolley 1919, p. 45), die auch als „*Depressi*" bezeichnet werden. Außer dieser Art gehören sicher *Hib. minaretiformis* Schwetzoff, und *Hib. Uhligi* Schw., vielleicht auch *Hib. pinguis* Schw., *Hib. varians* Schw., *Hib. gagricus* Schw., *Hib. Fallauxi* Uhlig, und *Hib. beskidensis* Uhl. des oberen Neocoms und der Aptstufe zu *Mesohibolites*. Kennzeichnend ist die starke Verkürzung der Alveolarfurche und des Schlitzfeldes (p. 249) und die auffallende dorsoventrale Abplattung, eine sehr auffällige Veränderung des Hibolitentyps.

Die Gattung *Parahibolites* Stolley 1915.

Eine Anzahl kleiner Arten (oberes Neocom, Gault, unteres Cenoman), als deren Typus *P. duvaliaeformis* Stolley bezeichnet ist, werden von Stolley (1919, p, 45) generisch besonders zusammengefaßt. Sie gleichen durchaus den *Duvaliinae*, mit denen sie zum Teil verwechselt werden, durch starke seitliche Kompression und rinnenartig vertiefte seitliche Doppelfurchen. Dazu gehören *P. pseudoduvalia* Sinzow 1913 (= *P. Tourtiae* Weigner 1909) *P. Blanfordi* Spengler und *P. Stoliczkai* Spengler (loc. cit. p. 46).

Die Gattung *Neohibolites* Stolley 1919.

Hierher eine Gruppe von Arten aus der unteren und mittleren Kreide (oberes Neocom — oberes Cenoman), als deren Typus *B. semicanaliculatus* Blainv. bezeichnet ist. Sie zeigen eine

durchaus an *Belemnopsis* erinnernde Form, indem die Keule verhältnismäßig wenig oder kaum anschwillt, während das Alveolarende dick erscheint. Die Ventralfurche beschränkt sich hier auch auf dieses und der Schlitz reicht nicht über die Anfangskammer rückwärts. Vielmehr hat er schon eine ähnliche Begrenzung, wie wir sie bei *Belemnitella* kennen (Fig. 70, vgl. Stolley 1919, p. 46). Über diese Gruppe vergleiche man vor allem Stolley 1919 (Die Hiboliten . . .), der eine ganze Anzahl von Arten abgebildet hat. (Taf. 1, Fig. 1—32). Wir nennen hier *N. inflexus-gracilis* Stoll. Aptien, *N. aff. Strombecki* G. Müller, Gault, *N. Aptiensis* Kil., *N. cf. Ewaldi* v. Stromb., *N. cf. minor* Stoll., *N. minimus* Blainv. (Fig. 83 h). Manche der Neohiboliten zeigen *Actinocamax*-artige Vorderenden infolge Korrosion.

Die Gattung *Belemnitella* d'Orbigny 1845.

Wir haben im vorstehenden den Weg erkannt, auf dem die Metamorphose der *Belemnopsinae* zu *Belemnitella* hinführt, als deren Typus *B. mucronata* Schloth. zu gelten hat (vgl. Fig. 70 sowie Zittel 1885, p. 508, Fig. 698). An dieselbe schließen sich mehrere ähnliche Arten des Senon, mehr oder weniger keulenförmig gestreckt (*B. mucronatus* Schloenbach 1867, Fig. 2) bzw. zylindrisch verkürzt (*B. Hoeferi* Schloenbach 1867, Taf. 16, Fig. 1) an, die sich vor *Neohibolites* vor allem auszeichnen durch die deutlich und oft tief eingegrabenen Seiten- und Gefäßfurchen und die sehr kurzen, nach hinten fast plötzlich mit dem scharfen Schlitz abschließenden Alveolarfurchen. Mit d'Orbigny 1845 (vgl. auch Wagner 1905 und Steinmann 1910) betonen wir die Verwandtschaft der *Actinocamax*-arten mit dieser Gattung, obwohl wir ihnen den Rang eines eigenen Genus lassen. Die verzweigten Gefäßfurchen sind bei ihnen stets weniger deutlich eingedrückt, die Seitenstreifen aber in gleicher Weise ausgeprägt. Auch die dem fingerförmigen, stumpfen Ende aufgesetzte Spitze kennzeichnet die ganze Gruppe („*Mucronati*"). Nicht zu übersehen ist eine Besonderheit der Alveolen beider Gattungen: Dieselben zeigen, wir bei den meisten *Belemnopsinae*, einen Profilwinkel von ca. 20° sind aber ganz leicht komprimiert (Fig. 70). Die dorsale Mittellinie weist eine gerundete Auskerbung auf, welche beweist, daß eine schmale und verdickte Mittelrippe die Mittelplatte des Proostracums

(bzw. die Conothek) verstärkte. Diese Bildung fehlt auch bei *Actinocamax* nicht.

Die Gattung *Actinocamax* Miller 1823.

Hierher *A. verus* Miller aus dem Untersenon und seine Verwandten aus dem Turon und mittleren Cenoman. (Dazu auch wohl *Belemnocamax Boweri* Crick 1910, als Vertreter einer auf kleine, vielleicht jugendliche Individuen begründeten Gruppe, der man etwa den Wert einer eigenen Untergattung zusprechen kann). Diese Formen sind durch eine unsolide Ausbildung der vorderen Scheidenteile, mindestens im Bereich der Alveole, ausgezeichnet, wodurch dieselben postmortal zerstört wurden und meist völlig verloren gingen. An Stelle der Alveole finden wir dann eine Pseudo-

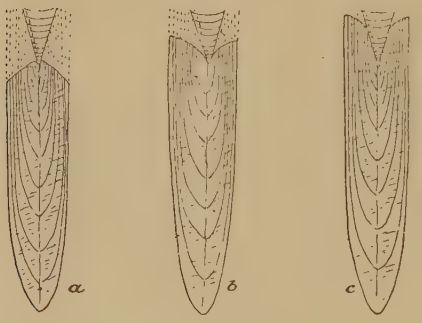


Fig. 92. Schemata zur Erläuterung der gewöhnlichsten Actinocamax-formen nach Crick 1904.

a A. verus Miller, *b A. granulatus* Blainv., *c A. quadratus* d'Orb. (*Gonioteuthis* Bayle). Die punktierten Teile der Scheide bzw. des Rostrums sind vor oder während der Fossilisation zerstört worden (vgl. auch Zittel 1887, p. 507).

alveole, die viel weiter und von wechselndem Querschnitt ist, doch kann der hinfällige Teil sich auch weiter rückwärts erstrecken, so daß statt einer Pseudoalveole ein kegelförmiges oder pyramidenförmiges Vorderende der Rostren beobachtet wird, dessen Spitze die Vertiefung für die Anfangskammer trägt. Jedenfalls sind die leicht zerstörbaren Teile von bestimmter Abgrenzung und die Korrosionsformen, die so entstehen, daher für die einzelnen Arten charakteristisch.

Früher wurde vielfach angenommen, daß *Actinocamax* und gewisse Hibolites- oder Neohibolitesarten, die am Vorderende gewöhnlich korrodiert sind, ohne doch die gleiche Regelmäßigkeit zu zeigen (p. 202), keine Phragmocone gehabt hätten. Davon kann gar keine Rede sein. Man findet deutliche Reste derselben bei *A. quadratus*. Über die Entstehung der gewöhnlichen Formen informiert Fig. 92.

f) Die Unterfamilie der *Duvaliinae* (Pawlow) em.

Hierher die an *Duvalia* Bayle sich anschließenden Belemniten, die schon d'Orbigny 1842 zum Teil als „*Notocoeli*" abgrenzte. Deslongchamps 1875, Zittel 1887, Pawlow 1892 versuchen eine solche Gruppenbildung unter dem Titel „*Dilatati*", ohne doch zu einer scharfen Formulierung und natürlichen Begriffsbestimmung zu kommen. Durchaus verwandte Formen blieben ausgeschlossen (z. B. *Bipartiti, Conophori*). Auffallendstes Kennzeichen der *Duvaliinae* ist die dorsale Alveolarfurche, während eine ventrale fehlt.

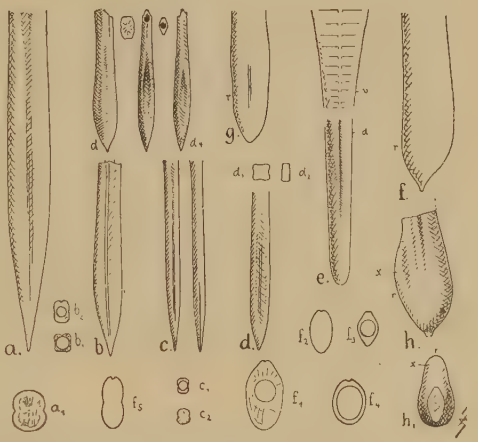


Fig. 93. Rostren der *Duvaliinae* und ähnlicher Typen. $^1/_2$ nat. Gr.
a Pseudobelus bipartitus nach d'Orbigny (Pal. fr. t. crét. Taf. 3, Fig. 6). a_1 Querschnitt derselben.
b B. coquandus d'Orb. (vgl. Pal. fr. jur. Pl. 21). b_1, b_2 Querschnitte dazu nach einem Stück in Zürich. Lehrsammlung des eidg. Polytechnikums No. *f* 2626 aus dem Argovien bei Châtel St. Denis. Bestimmungsetiketten: *Hastites Souvanaui* d'Orb., *Pseudobelus Monsalvensis*.
c B. exilis aus dem Lias *ε* nach Quenstedt, Taf. 25, Fig. 16. Seitlich und ventral. c_1, c_2 Querschnitte dazu (vgl. p. 228).
d B. polygonalis Blv. nach Bayle, d_1, d_2 Querschnitte dazu, verschiedene Stücke. *d* (obere Reihe) Seitenansicht derselben Art nach Quenstedt 1849, Taf. 30, Fig. 9. d_4 Ventralansicht desselben, dazwischen die Dorsalansicht, sowie die Querschnitte im Alveolar- und Rostralteil. Exemplare aus dem Neocom von Castellane. (Vgl. p. 258.)
e Conoteuthis conophora aus dem Tithon der Stramberger Schichten nach Zittel 1868 und 1883, kombiniert. Vorderteil ventral, Hinterteil dorsal gesehen mit Dorsalfurche und Anschliffung der Alveole.
f Duvalia lata nach Pictet u. Campiche 1858, Taf, 13, Fig. 10 *a*. f_2 Querschnitt dazu. f_3 ebenso nach Bayle, Taf. 31, Fig. 13. f_4 ebenso nach d'Orbigny, Pal. fr. t. crét. Taf. 4, Fig. 5. f_1 *D. dilatata* (ibid. Taf. 3, Fig. 3.
g Ibid. nach Bayle, Taf. 31, Fig. 14.
h Duvalia Emerici Rasp. nach der Figur von Bayle, Taf. 33. Seitenansicht. h_1 Bruchfläche von vorn. $^1/_4$ nat. Gr. *x* dorsaler Kiel.

Dazu kommen verschiedene Habitusmerkmale etwas schwankenden Wertes, welche doch immer wieder ein eigenartiges Gepräge geben: Die tiefen Seitenfurchen mit scharfen Doppellinien, die seitliche Kompression, die starke dorsoventrale Asymmetrie vieler Arten. Die Jugendrostren sind gestreckt-zylindrisch bis keulenförmig, wenigstens bei den eigentlichen Duvalien. Wie sich die ältesten Typen zu *Pleurobelus* (Fig. 85 l) und *Rhabdobelus* (Fig. 93 c) darin

verhalten, wäre interessant festzustellen. Jedenfalls ist eine Herleitung aus diesen Arten durch die Form nahegelegt.

Die Gattung *Duvalia* Bayle 1878.

Bayle (1878, Taf. 21, Fig. 3) trennt die „*Dilatati*" der anderen Autoren (Deslongchamps, Zittel) als besondere Gattung von scharfem Gepräge ab. Als Typus ist *Bel. latus* Blainv. auzusehen und als Hauptmerkmal muß, innerhalb der Unterfamilie, die starke seitliche Kompression gelten. Im übrigen sind die hierher zu stellenden Arten, z. B. *D. dilatata* (Blv.) (s. Zittel 1885, p. 507, Fig. 695) ganz besonders variabel, sie sind bald gestreckt, bald kurz, fast knollig, bald spitz, bald stumpf. Als typisches Profil ist das der Fig. 93 f zu betrachten. Extreme Ausbildung zeigt die Fig. 93 h (*Duvalia Emericii* Rasp.), bei der ein dorsaler Kiel (*x*) auftritt. Über die biologische Bedeutung solch phantastischer Ausbildung eines Belemnitenrostrums kann man sich schwer eine Vorstellung machen. (Die Verkürzung könnte mit einer Rückkehr zu littoraler Lebensweise in Beziehung gesetzt werden). An diese Gattung möchte ich zunächst auch die seltsamen und verschiedenartigen Formen des *B. polygonalis* Blainv. (Fig. 93 d) anschließen, die freilich besser eine isolierte Stellung einnähmen als *Pseudoduvalia* n. gen.

Die Gattung *Pseudobelus* Blainville 1827.

Hierher die echten „*Bipartiti*" (Duval-Jouve 1841, Zittel 1881, Pawlow 1892) = *Pseudobelus* Pawlow 1913. Typus: *Pseudobelus bipartitus* Blainv. 1827, p. 113. Auffälliges Merkmal nebst der leichten dorsoventralen Asymmetrie ist die tiefe Einprägung der seitlichen Doppelfurche, welche die „Zweiteilung" des Rostrums ergibt. Sie ist allerdings schon bei *Rhabdobelus exilis* d'Orb. ausgesprochen (Fig. 93 c), tritt aber bei typischen *Bipartitus*-Exemplaren mittlerer Größe doch stärker hervor. Manche Meso- und Parahiboliten (*B. coquandus* d'Orb., Oxfordien, Fig. 81 b, vgl. d'Orb., Pal. fr. jur., Taf. 21) zeigen die Erscheinung ebenfalls kaum abgeschwächt.

Die Gattung *Conobelus* Stolley 1919.

Für einige schlank keulenförmige, seitlich nur wenig komprimierte „*Conophori*" (Mayer-Eymar, Zittel 1883) hat Lissajous 1915 die Gattung *Rhopaloteuthis* gebildet. Dieselbe wäre wohl

zur Zeit schwer abzugrenzen. Nach Liss. gilt *B. Sauvanaui* d'Orb. als Typus, an den sich außer *B. Gilieroni* Mayer und *B. spissus* Giliéron *B. conophorus* Oppel anschließen soll (vgl. Zittel 1885, p. 506, Fig. 694). Die ersten Arten sind aber offenbar zu den Hiboliten zu stellen (vgl. Bayle 1878, Taf. 29, Fig. 5—7, sowie d'Orbigny, Pal. fr. jur., Taf. 21). Als wohl gekennzeichnete und sicher Duvalien-artige Form bildet dagegen *B. conophorus* Oppel eine besondere Gattung *Conobelus* (Stolley 1919, p. 49). Dazu auch *C. Orbignyanus* (Oppel) und *C. extinctorius* (Rasp.).

g) Die Unterfamilie der *Bayanoteuthinae* nov.

Hierher die Gattung *Bayanoteuthis* Mun.-Chalmas und ihre eocänen Verwandten, welche Formen vielleicht an die *Belemnitellen* anzuschließen wären, aber durch äußere Charaktere von denselben abweichen, während die inneren näher nicht bekannt sind. Die Phragmocone sind außerordlich schlank.

Die Gattung *Bayanoteuthis* Mun.-Chalmas 1872.

Hierher *B. rugifer* Schloenbach 1867, eine auffallend an Aulacoceratiden erinnernde Art. Das sehr schlanke, zylindrische

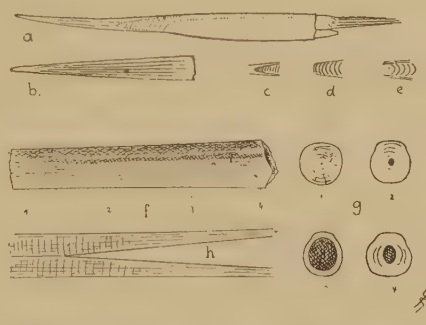


Fig. 94. Eocäne Belemnoiden ($^1/_2$ nat. Gr.).
a Vasseuria occidentalis rekonstruiert.
b dieselbe, großes Stück nach Cossmann 1895—98, Fig. 10.
c Alveole längs geöffnet, auffallend stumpf! (vgl. p. 281).
d Streifung darin ventral.
e Streifung darin dorsal. Parabellinien und Hyperbelzone (Längsstreifung)
f Belemnites rugosus nach Schloenbach 1868 mit deutlicher Dorsolateralfurche. *1—4* Stellen der Querschnitte bei *g*.
h Längsschnitt mit der sehr schlanken Alveole.

Rostrum ist hinten zugespitzt, einer *Cylindroteuthis* vergleichbar. Doch ist es mit feinen Längsfurchen versehen, welche, unregelmäßiger als unsere Fig. 94 f zeigt, die ganze Oberfläche bedecken. Im Bereich der Alveole sind breite Dorsolateralfurchen ausgeprägt, die nach hinten rasch auslaufen, so daß der birnenförmige Querschnitt einem subtetragonalen Platz macht. Die Alveole ist auffallend schlank (9°) und in ihrem Bereich sind weder Ventralfurche noch Schlitz zu beobachten. An *Bayanoteuthis* scheint sich *Styracoteuthis*

Crick 1905 anzuschließen, welche eine plumpe, zylindrisch-kegelige, stumpfe Scheide mit tiefer Alveole (12°) und ventrolateralen Alveolarfurchen zeigt (ventromediale unsicher).

h) Rückblick.

Eine strenge Verfolgung der Entwicklungsreihen von Art zu Art, durch die Stufen des Mesozoikums hindurch, ist mir zur Zeit nicht möglich. So mußte ich mich begnügen, die allgemeinen Beziehungen zwischen den Unterfamilien anzudeuten. Eine Gesamtbearbeitung des bekannten Materials durch einen umsichtigen, stratigraphisch und morphologisch geschulten Forscher könnte nach dieser Vorarbeit vielleicht ein wichtiges Stück Geschichte „aus den Steinen lesen". Dabei müßte der Blick für äußere Formen durch sorgfältige strukturelle und ontogenetische Untersuchungen unterstützt werden, die insbesondere an Spaltstücken und Medianschliffen auszuführen wären (Fig. 71). Da aus jedem Belemnitenstachel eine Ontogenese herauszulesen ist, liegt ein ungewöhnlich günstiges Material für ernstliche morphogenetische Studien vor, das wir leider infolge Mangels an Zeit und Mitteln nicht in vollem Maße auswerten konnten. Einige Grundlinien synthetischer Darstellung konnten immerhin hier gezeichnet und jedenfalls die Richtung angedeutet werden, in der eine Lösung sich aufdrängender Fragen grundsätzlich zu suchen ist. Als solche allgemeinster Natur muß vor allem die nach der Beziehung zwischen den ältesten bekannten Belemniten (*Nannobelus* und *Hastites*) gelten (p. 225), umsomehr, als sich daran die weitere, nach der Ableitung der jüngeren „clavirostriden" Typen knüpft. Die letzteren haben zwar sicher keinen so einheitlichen Charakter, wie Abel (1916) annimmt; doch sind die Anklänge gewisser Formen an *Hastitinae*, auf die wir mehrfach hindeuteten, nicht von der Hand zu weisen. Sie äußern sich außer dem keuligen Jugendrostrum im schlankeren Phragmoconus, den ferner stehenden Septen, den längeren Siphonalduten und stehen in all diesen Zügen den Aulacoceratiden näher als die *Passaloteuthinae*.

E. Die Familie der *Phragmoteuthidae* Naef 1921.

(System, p. 534.)

Die sehr eigenartige Beschaffenheit des Proostracums verlangt durchaus die Schaffung einer besonderen Gruppe für die folgende Form:

Die Gattung *Phragmoteuthis* Mojs. 1882.

Hierher nur eine sicher bekannte Art: *Phr. bisinuata* (Bronn). Synonym: *Belemnoteuthis bisinuata* Bronn. 1859 (Jahrb.), p. 44, Taf. 1, Fig. 1—3; *Acanthoteuthis bisinuata* Süß 1865, Taf. 1—4; *Acanthoteuthis bisinuata* Keferst. 1866, Taf. 131, Fig. 5—7; *Phragmoteuthis bisinuata* Mojsisovics 1882, Taf. 14, p. 304; *Phragmoteuthis* spec. Mojsisovics 1902 (Cephal., p. 199. Hier Häkchen und Proostracum einer besonderen Art (?) abgebildet und beschrieben) (vgl. Fig. 68 d).

Die in den schwarzen Tonschiefern (Wengener Schiefer, bei Raibl, Oberloch) der alpinen Trias gefundenen Belemnoidenschalen, die wir auf Fig. 65 a—c zur Darstellung bringen, zeigen höchst auffallende und immer noch problematische Eigenschaften. Ein eigentliches Rostrum scheint zu fehlen; doch kann es sich damit wie mit *Acanthoteuthis speciosa* (p. 251) verhalten; von der Scheide sind höchstens Spuren vorhanden. Der Phragmocon ist recht stumpf, die Suturen sind auf der dorsalen Seite vorgezogen. Merkwürdig ist allein das Proostracum, das als dreiteilig erscheint, indem, neben der typisch gebildeten Mittelplatte, auch die Seitenplatten bogenförmig vorgezogen sind, von derselben nur durch schmale Zwischenstreifen mit rückwärts gebuchteten Zuwachs- und Randlinien getrennt bleibend. Vom Weichkörper ist der Tintenbeutel erhalten; dazu Abdrücke der Kopforgane, die nicht leicht sicher zu deuten sind, sowie die typischen Doppelreihen von Häkchen, welche die Arme bezeichnen. Süß (1865) stellt die Art zu *Belemnites*, glaubt aber (ohne Grund), daß der Kegel im vorderen Teile nur „Ligaturen" (Stützleisten) und keine Septen enthalte. Vom Proostracum gewann er dagegen eine ganz richtige Vorstellung. Wie eigenartig dasselbe ist, erkennt man erst beim Versuch der Rekonstruktion. Zuerst verzweifelte ich daran, einen solchen Schulp dem typischen Dekapodenkörper einzufügen, dachte auch daran, dies so zu versuchen, wie die rezente Gattung *Thysanoteuthis* suggeriert. (Bei derselben sind ebenfalls Laterallappen am Schulp vorhanden; dieselben sind aber in den Körper hineingebogen, wo sie die Seiten des Eingeweidesackes stützen und sich den Trichterretraktoren anlegen. Cephalopoden, Bd. 1, Kap. 37). Fig. 67 zeigt aber, wie eine normale Einfügung auch für den *Phragmoteuthis*-Schulp wohl denkbar ist. Man muß jedoch dabei annehmen, daß der „Dorsallappen", d. h. die Mittelplatte des Proostracums, nicht ganz den

Mantelrand erreichte und daß das ganze Proostracum, insbesondere die Seitenplatten, zart und biegsam gewesen seien, wie die Petrefakte ohnehin vermuten lassen. Dann konnten sie durch ihre Elastizität die Öffnung des Mantelsackes bei den respiratorischen und lokomotorischen Pulsationen bewirken, wie dies auch bei den breiten Fahnen rezenter *Loliginidae* (Fig. 7c uud 58b) anzunehmen ist.

Immerhin behält die Gattung eine sehr isolierte Stellung innerhalb der ganzen *Belemnoidea*, was umso mehr zu beachten ist, als es sich um einen uralten Typ handelt, welcher neben den Aulacoceratiden lebte, aber ein anderes Extrem (statt einer undifferenzierten Urform!) darstellt. Schulpe, die dem methodisch konstruierten Urdekapoden (Fig. 62) gleichen, treten in Europa, anscheinend erst im unteren Lias auf, in Form der Belemniten *Nannobelus* und *Coeloteuthis*.

Phragmoteuthis-ähnliche Schulpformen sind bisher aus anderen Schichten nicht gefunden worden. Zwar beschreibt Huxley 1864 einen Phragmocon aus dem Lias mit sehr auffälligen und scheinbar gleichartigen Zuwachslinien (Fig. 65d); bei näherem Betrachten erkennt man aber, daß hier durchaus ein Belemnitenkegel vorliegt. Damit wird die Vermutung nahegelegt, es seien die federförmig auseinanderstrahlenden Linien, die sich an einen mittleren Streifen anschließen, nach Art der Fig. 63b aufzufassen, d. h. als die abgedrückte Fiederzeichnung des Proostracums (vgl. auch Zittel 1883, p. 501, Fig. 684). Der Phragmocon Huxleys kann also sehr wohl zu einer normalen *Passaloteuthis* oder *Cylindroteuthis* gehören, eine Deutung, an die auch Huxley schon dachte. Freilich ist dies nicht mit aller Bestimmtheit zu behaupten (*B. Brughieri?*). Vom typischen Umriß des Proostracums hatte H. noch keine abgeklärte Vorstellung.

F. Die Familie der *Aulacoceratidae* Bernard 1895, s. restr.

Die Aulacoceratiden (*Aulacoceratidés*) sind (unseres Wissens) zuerst von Bernard (1895, p. 683) als besondere Familie behandelt worden, wobei er auch die Gattung *Xiphoteuthis* mit einschloß. Vielfach werden sie auch als Unterfamilie der Belemnitiden betrachtet; eine nähere Analyse der Eigenschaften beider Gruppen ergibt freilich nicht die scharfe Scheidung, welche der Systematiker wünschen möchte und zwar bestehen Anklänge nach zwei Seiten, wie von Steinmann (1910) mit Geschick dargetan wurde: Außer der Belemnitenähnlichkeit ist nämlich eine unverkennbare

Beziehung zu den Orthoceren gegeben, und man könnte darum vermuten oder annehmen, daß hier eine zwischen Tetrabranchiaten und Dibranchiaten vermittelnde Gruppe vor uns liege, statt einer echten, unbedingten Zugehörigen der letzteren. Wenn aber der Augenschein solches auch zunächst als möglich erscheinen läßt, zeigt doch die nähere Prüfung der maßgebenden Tatsachen, daß die Aulacoceratiden in den wichtigsten Eigenschaften mit den Belemniten übereinstimmen und jedenfalls unbestreitbar den Charakter der Dibranchiaten tragen. Darüber sollen unten die letzten Zweifel beseitigt werden.

Der Phragmocon ist zwar durchaus dem eines mäßig schlanken *Orthoceras* vergleichbar; die im Vergleich mit Belemniten außer-

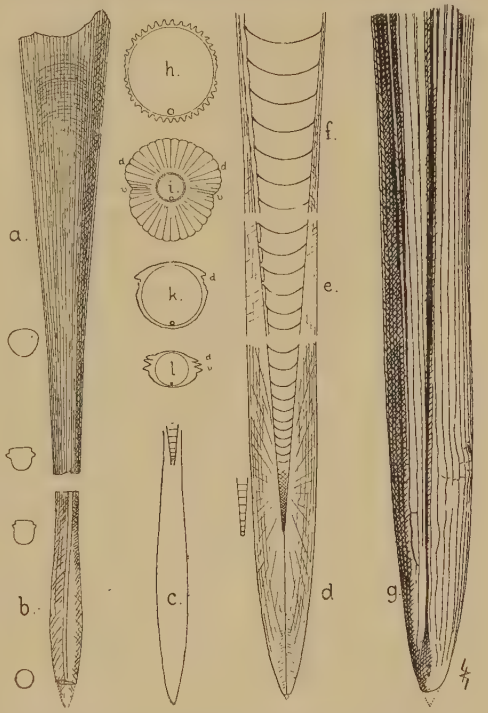


Fig. 95. Scheide und Rostrum bei Aulacoceratiden. $^1/_2$ natürliche Größe.

a Dictyoconites reticulatus. Scheide mit dem darin eingeschlossenen Phragmocon in Dorsalansicht. Man beachte die feine, gleichmäßige Kannellierung und die bogigen Zuwachsstreifen im vorderen Teil (p. 265).

b Rostrum derselben Art in Seitenansicht (von links). Man beachte die Längsrippe über der Seitenfurche. Neben beiden Figuren die Querschnitte. Alles nach Mojsisowics 1902 (Taf. 14).

c Rostrum von *Atractites Haueri* mit Alveole, nach Branco 1880 (Taf. 20, Fig. 1, p. 401).

d Rostrum und Alveole von *Aulacoceras sulcatum* frontal (längs den Seitenfurchen) gespalten. Nach v. Bülow 1915, Taf. 57, Fig. 3. Man erkennt die normalen Zuwachsstreifen, einen deutlichen Axenfaden und im hinteren Teil, längs desselben, wie bei Belemniten (Fig. 71) eine radialfaserige Struktur; endlich findet man, vom hinteren Teil der Alveole ausstrahlend, eine Art Faserung besonderer Art (vgl. p. 278, sowie auch v. Bülow, Taf. 58, Fig. 3). Typisch ist die Schlankheit des Phragmocons, dessen Hinterende nebenbei in natürlicher Größe dargestellt ist.

e Medianschliff eines anderen Stückes nach B., Taf. 58, Fig. 6.

f Dasselbe fortgesetzt und schematisch (genau median) ergänzt.

g Ganzes Stück von der linken Seite, nach B., Taf. 57, Fig. 1 *a*.

h Querschnitt des Vorderendes zu *g* (B., Taf. 57, Fig. 1 c).

i Querschnitt weiter hinten, nach einem anderen Stück (B., p. 38, Fig. 18 *b*).

k Querschnitt in der vorderen Zone eines ähnlichen Stückes von *Dictyoconites cf. Haueri* (B., Taf. 59, Fig. 9 d).

l Querschnitt eines *Dict. planus* (B., Taf. 60, Fig. 4 *d*).

ordentlich weitabstehenden, kräftigen, stark gewölbten Septen und die dicke Conothek heben diesen Charakter deutlich hervor. Die Kammerlänge beträgt meist $^1/_2$—$^3/_4$ der Breite. Der Sipho ist dünn, an den Septen mäßig verengt (Fig. 95 f), dahinter angeschwollen. Wie bei allen Dibranchiaten ist er durchaus ventralständig. (Für *Aulacoceras* wird, seit Hauer 1860, immer wieder eine dorsale Lage angegeben). Die Duten sind meist am Ursprung etwas vorgezogen, doch nicht etwa als Ganzes vorwärts gerichtet[1]). Stets sind die Kegel auffallend schlank, im Vergleich mit anderen Belemnoiden. Die Profilwinkel betragen 5—12°. Auch noch bei „*Belemnites*" spec. aus dem Malm von Streitberg und den *Acanthicus*-Schichten von Brentonico bei Rovereto habe ich (in München) Profilwinkel von 10—11° gemessen (*Atractites?*).

Die Anfangskammer ist, wie bei *Spirula* und den Belemniten, etwa kugelförmig und erscheint gegenüber der zweiten Kammer durch ihren größeren Durchmesser blasenartig aufgetrieben. Die Conothek läßt deutlich die dickere Perlmutter- und die dünnere Porzellanschicht unterscheiden und zwar sind beide glatt, nicht mit Längsleisten, wie allgemein behauptet wird. (Man vgl. v. Bülow 1915, Taf. 62 (6), Fig. 3 u. 4). Höchstens trägt die oberste Lage des Ostracums feine Längslinien. Soweit ich an Sammlungsstücken erkennen konnte, und auch Bülows schönen Figuren entnehme, sind schon die ersten feinen Längsrippen, wo sie vorkommen, ebenso wie die sich daran anschließenden Verstärkungsschichten, dem Periostracum angehörig (Fig. 95 i); es kann also keine Rede davon sein, daß dieselben sich von denen der Orthoceren herleiten (vgl. p. 266). Die ungerippten Atractiten sind ohnehin älter!

Die Scheiden der Aulacoceratiden sind im hinteren Teil, wie bei den Belemniten, verstärkt und überragen hier den Phragmocon bald als kurze Spitzen, bald als zylindrische bis keulenförmige Fortsätze. Diese Teile sollten eigentlich allein als Rostren (s. str.) bezeichnet werden. Doch haben wir diesen Begriff, um den all-

1) Bei *Aulacoceras* gibt der Sipho am Hinterende den randständigen Verlauf (in der zweiten Kammer) auf, um das erste Septum, bzw. die Anfangskammer in der Mitte zu erreichen. v. Bülow 1915, p. 33. Dies scheint das typische Verhalten der Dibranchiaten zu sein, denn wir finden es wieder bei dem einzigen Vertreter derselben, der diese Teile heute noch in mehr oder weniger unveränderter Form erhalten hat (vgl. *Spirula* p. 41, Fig. 9). Natürlich kommuniziert der Sipho ebensowenig wie dort mit der Anfangskammer. Aber der Anfangsblindsack ist ja auch bei Spirula nur durch eine wenig verkalkte Conchinmütze verschlossen, die sich bei den Belemnoiden nirgends mehr nachweisen läßt.

gemein verschwommenen Gebrauch abzuklären (p. 175), erweitert und unterscheiden auch hier „Rostren" mit großem und kleinem Alveolarteil. Bei den eigentlich keulenförmigen Dictyoconiten und Atractiten tritt derselbe (Fig. 95) fast völlig zurück und die Keule kann ein reines Rostrum im engsten Sinne darstellen.

Das Wachstum der Aulacoceratidenscheiden ist nicht prinzipiell verschieden von dem der Belemniten. Doch ist die Lagerung nicht so gut zu verfolgen, wie dort; die regelmäßige Abwechslung dichter Schalenlamellen und radialer Substanz ist auch im Rostrum nicht so deutlich zu beobachten. Wichtig ist, bei Betrachtung der Strukturen folgendes zu bedenken: Jede Stelle der Conothek innerhalb des Rostrums hat, wenn wir von der Anfangskammer absehen, einmal am Vorderende gelegen und nur eine dünne Scheide (im engern Sinn) getragen. Alle Rostralbildungen (im weiteren Sinn der p. 175) sind diesen primären Differenzierungen sekundär aufgelagert. Ferner: Die Zuwachslinien der Conothek, der eigentliche freie Schalenrand früherer Stadien dürfen nicht auf der Außenseite der Scheide gesucht werden, sondern höchstens im Abdruck auf ihrer Innenseite (Fig. 63 d). Was Wanner (1911) und früher Mojsisowicz (1902) als Zuwachsstreifung auf den vorliegenden Petrefakten (Fig. 95 a) gedeutet haben, ist eine ganz andersartige Skulptur, die beim Vorrücken des Schalenepithels über die wachsende Schale hinweg entstehen mag und kein so allgemeines Interesse besitzt. Die Conothekstreifen müßten ja von hinten her beständig und sehr rasch zugedeckt werden, erscheinen auch ganz anders als diese Bogenlinien (vgl. über diese Bülow 1915, Fig. 12—13, p. 26—27). Man könnte sich auch gar nicht vorstellen, daß der freie Schalenrand den Verlauf dieser Skulpturlinien genommen hätte. Sie sind ventral wie dorsal, wenn auch schwächer, vorwärts gezogen, seitlich zurückgebuchtet; eine Hyperbelzone ist nicht vorhanden und man könnte hier kein zungenförmig vorgezogenes Proostracum von bedeutender Länge, wie es die Schlankheit dieser Belemnoiden verlangt, erschließen. Die eigentlichen Zuwachslinien der Conothek sind bei dieser Familie überhaupt noch nicht beobachtet.

Dagegen findet man bei den Aulacoceratiden, wie bei den Belemniten, deutliche Seitenfurchen auf den Rostren und hat keinen Grund, sie anders als dort (p. 198) zu deuten. Man nannte sie unglücklicherweise „Asymptotenfurchen", ein Ausdruck, der auch bei den Belemniten angewandt wurde. (Offenbar hat man die auf der Scheide gefundenen Skulpturen mit denen der Conothek, die un-

gefähr darunter liegen, verwechselt). Sie verhalten sich im einzelnen recht verschieden; in der Regel verschieben sie sich im hinteren Teil gegen die Ventralseite, während sie vorn mehr dorsal und unter wulstartigen Erhebungen der Scheide liegen.

Wenn wir uns von den Tieren der Aulacoceratiden eine Vorstellung machen sollen, so kann dies nur nach Art der Belemnitenrekonstruktionen (p. 186) geschehen. Doch müssen wir uns diese Tintenfische außerordentlich schlank denken. Der Aulacoceras der Fig. 95 g dürfte etwa 1 m lang gewesen sein, in dem dargestellten Maßstab also $^1/_2$ m; dem daneben abgebildeten Dictyoconiten geben wir in natura eine Länge von 60 cm.

Die Aulacoceratiden beginnen spätestens in der unteren Trias (nach Steinman 1910 schon im Perm, vgl. Haniel 1915) und lebten mindestens bis in die obere Trias hinein (*Atractites*). Ihre älteren Reste sind meist stark durch die Fossilisation beeinträchtigt, daher unsere in manchen Punkten lückenhafte Kenntnis.

Die Vorstellungen, welche bisher über die Phylogenie und Ontogenie der Aulacoceratiden bestanden, entbehren ausreichender morphologischer, insbesondere ontogenetischer Grundlagen. Dies gilt auch für die Darstellung v. Bülows 1915, p. 34—37. Unsere positiven Anschauungen gibt diese ganze Arbeit wieder. Negativ sei nur Folgendes betont: Die Längsrippen der Aulacoceraten haben mit denen bestimmter Orthoceren nichts zu tun, sie sind ihnen höchstens analog (p. 264). Die Aulacoceraten waren als Dibranchiaten von Jugend auf Cephalopoden mit innerer Schale, jedenfalls gibt es keinen Grund für eine andere Annahme. Die Annahme dorsaler und ventraler Mantellappen ist durch p. 13 widerlegt. Auch bei *Sepia* entsteht die Schale nicht äußerlich „als einfaches Kalkstück" (vgl. Fig. 38 u. 60). *Vasseuria* hat keine nähere Formverwandtschaft mit den Aulacoceraten, noch weniger, falls wir ihr die mysteriöse *Belosepiella* (vgl. p. 60) zuteilen wollten.

Wir stellen uns die Ontogenie eines Aulacoceras wie die anderer Dibranchier vor (Fig. 10 c) und sehen in der vorliegenden Familie eine Variante des auf Fig. 62 dargestellten Typus der Decapoden. Insbesondere halten wir sie für Vorläufer und nahe Verwandte der Belemniten (vgl. insbesondere *Atractites!*).

Die Gattung *Aulacoceras* v. Hauer 1860.

Hierher die bekanntesten Aulacoceratiden nach dem Typus von *Aul. sulcatum* von Hauer 1860. Hierher auch *Asteroconites* Teller 1885.

Diagnose (nach Bülow 1915, p. 18): Rostrum lang, gerade, keulenförmig, unten in einen Endstachel ausgezogen, mit sehr starken, geraden Längsrippen, die etwas oberhalb des Endstachels beginnen und sich bis zum oberen Ende heraufziehen. Von der Spitze an verläuft auf jeder Seite eine starke Längsfurche zum oberen Ende des Rostrums. Diese ist daselbst zumeist weniger scharf abgegrenzt, als am unteren Ende. Der Phragmocon ist lang und besitzt einen sehr kleinen Öffnungswinkel (5—12°). Scheidewände sehr weit abstehend. Sipho hart randlich, ventral [1]), in den oberen Partien auf seine ganze Länge verkalkt.

Zur Kritik dieser Diagnose, welche, trotz eingehenden Studiums der fossilen Reste infolge mangelnder Kenntnis ihres zoologischen Charakters und morphologischer Voraussetzungen irreleitend ist, müssen wir folgendes bemerken: Das „untere" Ende ist das hintere des Tieres. Das eigentliche Rostrum (vgl. p. 175), d. h. der postalveolare Teil der Scheide ist kurz und kaum angeschwollen (Fig. 95 d), sondern zugespitzt. Was fossil vorliegt, sind überhaupt die Hinterenden von Phragmoconen mit ihren dicken Scheiden, keine bloßen Rostren, mit unbeträchtlichen Alveolen, wie sie die Belemniten meistens liefern. Das „obere Ende des Rostrums" ist also das vordere des erhaltenen Teiles der Phragmoconscheide, von der wir leider nicht wissen, wie lange sie sich weiter nach vorn fortsetzte. Doch halte ich die Fig. 95 a für wegleitend und nehme an, daß den mehr zylindrischen als keulenförmigen Endteilen schlank kegelförmige vorgelagert waren, auf denen die Scheide vorn immer dünner wurde, wie wir es von den Belemniten kennen. Sie sind darum vor der Fossilisation zerstört worden.

Das Wachstum ist natürlich eine konzentrische Apposition, die sich auf Schliffen (Fig. 95 d) in feiner Schichtung kundgibt, die

---

1) Die immer wiederkehrende Behauptung Hauers, der Sipho liege bei *Aul.* dorsal (vgl. zuletzt Pompecky 1912, p. 296 *c*), der ich als Nichtpaläontologe natürlich glauben mußte, hat mich ebenda (1912, p. 250, Fig. 46) veranlaßt, für die Ausgangsformen der Belemniten bzw. der Belemnoiden oder Dibranchiaten überhaupt eine mittlere Lage des Sipho anzunehmen, was zwar sachlich heute als grober Fehler erscheint, aber ganz zu Unrecht getadelt wurde.

an die der Belemniten wenigstens erinnert. Von einem deutlichen Gegensatz zwischen kompakten Lamellen und faseriger Zwischensubstanz, wie dort, ist hier freilich keine Rede. — Dagegen wurde eine mit der Radialfaserung des Belemnitenrostrums sicher nicht vergleichbare Struktur von Bülow (1915) gefunden. Dieselbe strahlt (Fig. 95 d) von einer Zone nahe am Hinterende der Alveole nach außen, vorn und hinten aus, wofür B. (p. 35) sicher die richtige Deutung gibt: Die Schalenfalte (B. sagt „Mantel") wuchs mit dem Rostrum nach vorn und hinten aus, das Gebiet ihrer Appositionstätigkeit in beiden Richtungen erweiternd. „Bei diesem, in entgegengesetzter Richtung stattfindenden Wachstum, muß naturgemäß eine Partie den toten Punkt gebildet haben, und zwar die Stelle, an der beide Wachstumsrichtungen sich das Gleichgewicht hielten". Von diesem Punkt aus bildete sich die Fiederstrahlung, als Folge des zentripetal fortschreitenden Wachstums. Dann darf freilich von einer Homologie mit der Radialstruktur von Belemniten nicht gesprochen werden, umso weniger, als derselben andere Bildungen streng vergleichbar sind:

Schon bei *Aulacoceras* finden wir (Fig. 95 d) im Bereich der Apikallinie (die uns hier wie bei Belemniten (p. 204) entgegentritt und eine ähnliche morphologische Betrachtung suggeriert), eine gegen das Hinterende hin besonders deutliche Faserstruktur, welche ein mehr oder weniger scharf begrenztes, kegelförmiges, axiales Gebilde zwischen Endstachel und Anfangskammer besonders auszeichnet. Nach dem ganzen Entwicklungsverlauf, der sich im Bau des Rostrums hier ausspricht (p. 265), ist dieser Apikalteil nur der Anteil des Endstachels früherer Stadien am Wachstum des Ganzen, weiter nichts, und es ist durchaus unbegründet, denselben mit einem „Embryonalrostrum" oder einer Jugendphase des Rostrums überhaupt zu vergleichen, eine Anschauung, die Abel 1916 (p. 131—133 geäußert hat und die von Stolley 1919 (p. 13) merkwürdigerweise akzeptiert worden ist. Zur näheren Erläuterung beachte man Folgendes:

Das Wachstum der *Aulacoceras*-rostren ist durch die Skulptur der Oberfläche kompliziert; denn natürlich müssen die aufgelagerten Schichten den feinen und groben Erhebungen derselben folgen. Zuerst wurden offenbar ganz feine, durch breite Rinnen oder dünne Zwischenschichten getrennte Rippen längs aufgesetzt, so wie sie sich am Vorderende der erhaltenen Scheiden (Fig. 95 h) noch beim Erwachsenen, wenn auch bereits vergröbert, präsentieren und in der

tiefsten Lage (Fig. 95 i) auch weiter hinten nachweisen lassen, sei es durch Anschleifen, sei es durch Abspalten der oberen Schichten (Bülow 1915, Taf. 57 u. 58). In dieser Form dürften die Rippen auch den vorn verloren gegangenen Teil des Phragmocons begleitet haben. Später (hinten) verdickten sich die Rippen notwendig, wobei sie verhältnismäßig flacher und die trennenden Rinnen zu scharfen Spalten wurden. Diese Entwicklung läßt sich verfolgen, wenn man vom Vorderteil der Scheiden nach hinten rückt, wobei man auf immer ältere Teile trifft. Das Schalenepithel mußte in immer engere Spalten faltenförmig eindringen, um schließlich die angefüllten zu verlassen. Die Absonderung der Schalensubstanz auf die erst angelegten Scheidenrippen (wie sie Bülows Fig. 15 und Taf. 59, Fig. 1 im Abdruck, freilich falsch gedeutet, zeigen) findet in Form von Prismen oder Fasern statt, die auf der Oberfläche, ebenso wie im Axenteil (p. 268) senkrecht stehen. Da diese aber gefaltet ist, kann sie auf den nicht absolut (bzw. morphologisch) genauen Medianschnitten (Fig. 95 d) sich natürlich nicht als gleichmäßige Struktur äußern, wohl aber auf Querschnitten (Bülows Fig. 15). Auf dem Endstachel fehlen die Rippen; daher tritt hier die radiale Faserstruktur in einfacher Form, wie bei den Belemniten, auf. (Über feinere Oberflächenskulpturen vgl. man v. Bülow, p. 25, Fig. 9, 10).

Die Seitenfurchen von *Aulacoceras* sind auffallend ungleich: Die dorsale unterscheidet sich nicht überall von anderen Zwischenrippenfurchen; die ventrale stellt dagegen einen Senkungsstreifen dar, der mehrere Rippen mit umfaßt. Beide lassen nur den Endstachel frei und beginnen gemeinsam jederseits desselben als breite Einsenkung mit zuzammenlaufenden Streifen; nach vorn verstreichen sie allmählich. Zwischen beiden Furchen findet sich ein im mittleren Teil des Rostrums besonders mächtiger Längswulst, der die ventrale Furche von oben zum Teil überdacht. Die dorsale Seitenfurche scheint der Sitz von starken Gefäßen zu sein; aus derselben kommen nämlich rinnenartige Gefäßeindrücke heraus, vor allem in der Mitte und im hinteren Teil des Rostrums. Sie sind vielfach dichotom verästelt und offenbar homolog den bei *Dictyoconites* beobachteten, freilich viel besser ausgeprägten (p. 270).

Die Zuwachslinien der Conothek sind nicht bekannt (p. 265). Dagegen kann man auf derselben, wie bei Belemniten, feinste Längsleisten in der Wachstumsrichtung selbst beobachten. Auffallender ist eine breite Leiste, die man auf Steinkernen in der dorsalen

Mittellinie findet und die (wie bei Nautiloiden und Ammonoiden) als „Normallinie" bezeichnet wird (Bülow, p. 32, Fig. 16). Sie beweist, daß eine leichte Rinne in der Conothek längs der Medianlinie vorhanden war, wohl einer Mittelrippe des Proostracums entsprechend (vgl. Fig. p. 201: d_1).

Das Material v. Bülows, dem wir den besten Teil unserer Kenntnis verdanken, gehört zu *Aul. timorense* Wanner, einer *Aul. sulcatum* v. Hauer nahestehenden Art, die, nach Bülow p. 17, eine bloße Varietät darstellt. Dazu gehören wohl auch *Asteroconites savuticus* Böhm und *Aulacoceras Charlottense* Witheaves (1889, p. 149), sowie ein Teil der von Gemmelaro 1904 aus Sizilien angeführten Typen.

Die Gattung *Aulacoceras* beschränkt sich auf die Trias (ladinische, karnische, norische Stufe).

Die Gattung *Dictyoconites* Mojs. 1902.

Die an *Dict. reticulatus* Hauer sich anschließenden Aulaceratiden ähneln durch den Besitz wenigstens einiger und dann kräftiger seitlicher Längsrippen auf der Scheide der Gattung *Aulacoceras*. Im Gegensatz zu dieser stehen sie durch die Ausbildung eines keulenförmig verlängerten postalveolaren Rostrums. Durch die seitlichen Verbreiterungen erscheint dieses dorsoventral abgeplattet (Fig. 95a, b, k, l), Wir kennen von diesen Formen zum Teil auch den vorderen Teil des Phragmocons und seine Scheide. Der erstere gleicht dem von *Aulacoceras* (Winkel: 5—10°), die letztere zeigt eine feine Längsstreifung, die zum Teil in eine regelmäßige Kannellierung übergeht. Bei der Gruppe der „*striati*" (Mojs.) bzw. der Untergattung *Dictyoconites* s. str. Mojs. streicht dieselbe auch nach rückwärts über das Rostrum hinweg und wird hier durch seltsam an *Belemnitella* erinnernde Gefäßeindrücke ergänzt (vgl. darüber Steinmann 1910, p. 109). Bei den „*laeves*" Mojs. oder der Untergattung *Actinoconites* Steinmann (1910, p. 115) fehlen diese Skulpturen. Nur die Seitenfurchen und die begleitenden Wülste verzieren auch hier das Rostrum. Die Seitenfurchen zeigen ein etwas anderes Verhalten als bei *Aulacoceras*: Die dorsale ist auffallend tief eingeschnitten und in der hinteren Zone (Rostrum und Alveolenende) gegen die Mittellinie gerichtet; nach vorn wendet sie sich immer mehr in die Querrichtung. Die ventrale ist eine seichte, oft breite Rinne, die entweder glatt ist, oder

eine feine Längsstreifung zeigt. Der trennende Seitenwulst ist sehr verschieden ausgebildet. Er kann eine kräftig heraustretende, scharfe Kante darstellen (Fig. 95 a, l) oder niedrig werden und fast völlig verstreichen (*k*). Auch dorsal und ventral von der Zone der Seitenfurchen, die sich also auch zu einer einzigen vereinigen können, treten Seitenwülste auf, die von der Scheide auf das Rostrum übergehen, so daß drei kräftige Rippen jederseits das typische Bild eines Dictyoconiten prägen.

Über einzelne Arten und feinere Strukturen vergleiche man v. Bülow 1915. Prinzipiell beanstanden will ich freilich das Bestreben, auch diese Formen wieder von bestimmten Orthoceren herzuleiten (loc. cit. p. 44). Ebensowenig können sie in bestimmte Belemniten übergeführt werden. Die Dictyoconitenschalen sind in der mittleren und oberen Trias verbreitet (karnisch-norische Stufe). Von dem Charakter ihrer lebendigen Träger haben wir die auf p. 266 dargelegte Vorstellung. Daß die Gefäßeindrücke auf dem Rostrum in seltsamer Weise mit denen jüngster Belemniten übereinstimmen (Steinmann 1910), mag freilich auffallen. Aber großes Gewicht darf man auf solche Merkmale doch nicht legen. Das ist viel weniger merkwürdig, als daß der Montblanc, von gewissen Punkten gesehen, das Profil des großen Napoleon trägt. Denn, daß längs des Rostrums Gefäße laufen und sich quer verzweigen, ist durch die ganze Rolle dieses Teiles in der Organisation belemnoider Tiere überhaupt gegeben. Warum sie bald deutliche, bald undeutliche, bald gar keine Spuren hinterließen, kann heute kaum mehr untersucht werden, ist auch unwesentlich. Jedenfalls besteht keine „typische Ähnlichkeit" oder „Formverwandtschaft" engeren Grades zwischen *Dict.* und *Belemnitella.*

Die Gattung *Atractites* v. Gümbel 1861.

Zu *Atractites* stellt man die Rostren von Aulacoceratiden ohne Längsrippen und Gefäßfurchen, sowie große Phragmocone aus denselben Schichten, zum Teil von bedeutender Größe (0,5—1 m). Die letzteren zeigen in manchen Fällen deutliche Parabellinien auf der Dorsalseite (Zittel 1885, p. 456), die von stärker längs gestreiften Feldern eingerahmt werden und vielleicht die einzige (unsichere) Spur eines Proostracums bei den Aulacoceratiden darstellen. — Auch die Seitenplatten der Belemniten sind ja stets mit längslaufenden, sehr geraden Streifen (feinen Leisten) versehen,

sodaß wir hier zu ähnlicher Deutung berechtigt sind. — Immerhin wären diese Strukturen noch genauer zu untersuchen; vielleicht handelt es sich doch um dieselben Verhältnisse, die wir bei *Aulacoceras* (p. 265) besprochen haben und die Parabellinien gehören zur Scheide bzw. deren tiefsten Lagen. — Diese Phragmocone sind teils kreisrund, teils von ovalem, seitlich komprimiertem Querschnitt. Im Innern zeigen sie den typischen Bau der Aulacoceratiden; doch kommen Formen vor, deren Septen etwas dichter stehen und die damit den Belemniten, die ohnehin hier anzuschließen sind, näher kommen (Kammerlänge kleiner als halbe Kammerbreite).

Viel bezeichnender ist im Einzelnen die Ausbildung der Rostren: Zunächst ist ihre Mannigfaltigkeit im Umriß festzustellen: Der Querschnitt ist oft kreisrund, selten dorsoventral ganz leicht zusammengedrückt. Häufiger stellt er ein stehendes Oval dar, dessen Schmalseite nach oben gerichtet ist; auch kann er subquadratisch werden und auf der Unterseite eine leichte Rinne ausbilden. — Die Profilansicht des Rostrums zeigt einen mäßig schlanken Kegel mit beträchtlicher Alveole, oder auch einen zugespitzten Zylinder oder sogar eine Keule, die häufig stark seitlich zusammengedrückt ist und ein eigentliches Rostrum, ohne oder mit kleinem Alveolarteil darstellt. Mit den erhaltenen Teilen der Conusscheide können solche Rostren 0,2—1 m lang und armdick werden (vgl. Steinmann 1910, p. 117), was auf sehr große Tiere von einigen (4—6) Metern Länge schließen läßt. In dieser Form dürfen die Atractiten als Vorfahren der ältesten Belemniten nicht in Betracht kommen. Dagegen gibt es auch Typen, deren Rostren nur die Größe eines kleinen Fingers zeigen.

Seitlich am Rostrum findet man vielfach dorsale und ventrale Furchen; doch sind sie öfter undeutlich und verschwinden bei manchen Arten völlig. Bei deutlicher Ausbildung erkennt man folgendes (Bülow 1915, p. 54): Die Furchen einer Seite stehen weit auseinander und sind ganz verschieden: Die dorsale ist relativ flach und breit und schneidet sich nur im vorderen Abschnitt des Rostrums etwas tiefer ein, während sie rückwärts, und etwas ventralwärts, gegen die Mitte der Keule hin, unter langsamer Verbreiterung verstreicht. Die ventralen Furchen stellen nur ganz feine Linien dar, und haben untereinander geringeren Abstand als die dorsalen. Sie laufen gerade und reichen weiter nach hinten als diese.

Während die Oberfläche vieler Atractiten völlig glatt ist, zeigen andere eine feine Körnelung, die v. Bülow als Folge der Innenstruktur erkannt hat (1915, p. 55): Wo die Rostren gut erhalten sind, weisen sie nämlich den radialfaserigen Bau der Belemnitenrostren auf, wenn auch nicht immer deutlich und nie so auffallend, wie bei den eigentlichen Belemniten. Die „Fasern" werden gebildet durch feinste Aragonitprismen und erzeugen da, wo sie die Oberfläche erreichen, die körneligen Erhebungen.

Atractiten kommen von der untersten Trias (vielleicht Perm, p. 264, 266) bis in den oberen Lias hinein vor. Bei der Mannigfaltigkeit ihrer Formen und der deutlichen morphologischen Annäherung dürfen sie als die Vorläufer der Belemnitiden gelten, insbesondere die kurzen und kleinen unter ihnen. Speziell würden wir die gemeinsamen Ahnen des *Nannobelus*- und *Hastites*-Typus hier suchen. Von einer Anknüpfung einzelner Spezies kann aber bei dem Stande gegenwärtiger Kenntnis gar keine Rede sein. Im Einzelnen sollen die auf Habitusähnlichkeiten basierten Angaben Steinmanns darüber hier nicht kritisiert werden. Daß in *Atr. quadratoides* Steinmann (obere Trias des Salzkammergutes Rötelstein) eine interessante Mittelform gefunden ist, wollen wir gern anerkennen. Doch möchten wir dieselbe nicht an *Pachyteuthis explanata* (Bull.) des oberen Malm anknüpfen, sondern vielmehr an *Nannobelus* und *Brachybelus*, mit denen die ganze Form (Profil, Querschnitt, Exzentrizität) sehr wohl einen Vergleich aushält. Trotzdem wollen wir die Grenze zwischen Aulacoceratiden und Belemnitiden nicht voreilig verwischen, das könnte für eine sachliche Beurteilung der typischen Beziehungen nur schädlich sein. Ob es z. B. berechtigt ist an die keulenförmigen Atractiten wie *A. tenuirostris* Hauer die Hastiten (vgl. p. 225) direkt anzuschließen, muß einstweilen als fraglich erscheinen.

Die Gattung *Zugmontites* Reis 1907 gehört nicht hierher. Es handelt sich um kurze, sehr stumpfe, leicht siphonalwärts gekrümmte Phragmocone mit dichtstehenden Septen aus der anisischen Trias. *(Phragmoteuthidae? Phragmoceras?)*

Die Gattung *Calliconites* Gemmellaro 1904.

Leider ist mir die Publikation Gemmellaros erst zuletzt zugänglich geworden. Vgl. darin p. 310, Taf. 24, Fig. 16, Taf. 30, Fig. 23—26. Nach den Angaben von Diener in Catalogus fossilium (1915, p. 23) und v. Bülow (ibid. 1921, p. 75), sowie von

Broili (Zittel, Grundzüge 1921), mußte ich wegen der angeblichen Reduktion des Phragmocons eine Übergangsform zu den Teuthoiden vermuten (Cephalopoden Bd. I, p. 135; vgl. oben p. 104).

Calliconites Dieneri Gemmellaro 1904 ist ein echter Aulacoceratide der oberen Trias Siziliens, der sich offenbar an *Atractites* anschließt. Sein Rostrum ist oberflächlich glatt oder fein gekörnelt, schlank, spitz, zylindisch-keulenförmig, seitlich zusammengedrückt. Es trägt sehr entfernt stehende dorsale und ventrale Seitenfurchen. Der Phragmocon steckt in leicht exzentrischer Alveole und ist (loc. cit. Taf. 30, Fig. 25) von typischer Aulacoceratenform. Die Septen stehen allerdings nach einer anderen Figur (Taf. 24, Fig. 16) abnorm dicht und nach Taf. 30, Fig. 17 folgt auf zahlreiche, sehr enge Luftkammern eine lange Wohnkammer, die den größten Teil des stabförmigen Kegels ausmacht.

(Die Zugehörigkeit der isolierten Phragmocone zu den Rostren scheint mir aber mehr als fraglich; ich halte sie für Orthoceren: Der Profilwinkel beträgt kaum 3^0, die Kammerlänge $^1/_{12}$ der Breite. Vgl. loc. cit. Taf. 30, Fig. 16—22.)

Ein Problematicum,

das wir hier mit aller Vorsicht anschließen wollen, ist die triasische „*Belemnoteuthis*“ spec., die Langerhahn (1906, p. 42) beschrieben und abgebildet hat. Es handelt sich um ein löffelartiges Gebilde mit seltsamer Chagrinierung, das als ein dorsoventral abgeplattetes Rostrum aufgefaßt wird (unsere Fig. 65 k). Es scheint nach vorn in eine Scheide mit Alveole überzugehen, die Spuren von Kammerung aufweist. Ob das wirklich eine begründete Deutung sei, muß bei dem ungewöhnlichen Charakter des „Rostrums“ sehr ernstlich gefragt werden. Eine überzeugende Kraft wohnt den vorliegenden Angaben entschieden nicht inne. Vielleicht wird es noch einmal genauer untersucht, wobei vor allem die Natur des Phragmocons (?) als eines solchen festzustellen wäre.

G. Die Familie der *Xiphoteuthidae* Naef 1921.

(System, p. 534.)

Die folgende Gattung und Art hat einen so besonderen Charakter, daß es nicht angeht, sie mit den Aulacoceratiden zusammenzustellen.

Die Gattung *Xiphoteuthis* Huxley 1864.

Hierher: „*Orthocera elongata* de la Bèche = *B. macroconus* Kurr, = *Orthoceratites macroconus* Kurr, = *O. liasinus* Fraas, = *B. orthoceratoides* Friren.

Die Art ist sicher nachgewiesen aus dem unteren Lias von England und Lothringen (Exemplar von Malroy bei Metz in München, Schausammlung, von Krantz in Bonn geliefert). Ihr auffallendes Kennzeichen ist das sehr lange, hinten schmale, vorn spindelig verdickte (Fig. 66) Proostracum. Wenn Huxleys Beobachtungen richtig sind (s. unten) und dasselbe sich tatsächlich in der angegebenen Weise verhält, liegt ein höchst merkwürdiges Gebilde vor, das in besonderem Grade die Rolle eines Rückgrates bei dem sehr schlanken Tier gespielt haben muß. Natürlich kann es dann nicht aus schwerer Schalenmasse bestanden haben, die gerade an der Stelle sich konzentriert hätte, wohin bei verschiedenen anderen Typen (*Sepia*, *Ascoceras*) sonst der Luftgehalt verlegt wird. Vielmehr muß die Vermutung geäußert werden, das dicke Proostracum sei von leichtem, lockerem Bau gewesen oder habe am Ende gar Gas enthalten. Dann erst könnten wir das ganze Fossil Huxleys verstehen, nämlich als Schulp eines schlanken nektonisch-pelagischen Belemnoiden. Die kristallinische Substanz, die jetzt die Proostracumspindel ausfüllt, ist ja sicher ein Produkt des Fossilisationsprozesses.

Der Phragmocon ist nach Art der Aulacoceratiden gebaut, sehr schlank aber auffallend klein im Verhältnis zu den übrigen Teilen. Auch das Rostrum scheint kümmerlich entwickelt zu sein, es ist hinten stumpf und nicht deutlich radialfaserig.

Problematisch sind die Beziehungen zu *Atractites:* Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß Huxleys Proostracum in Wirklichkeit ein Rostrum ist und einem Aulacoceratiden zukommt. Täuschung solcher Art ist sehr wohl denkbar. Die keulenförmige vordere Verdickung bildet jedenfalls bei Huxleys Exemplaren von X. nicht ein Stück mit dem Rest des Fossils.

Andererseits habe ich folgendes festgestellt: 1. Branco berichtet 1880 (Zeitschr. f. g. N., p. 401, Taf. 20) über *Aulacoceras liassicum* (Gümbel sp.) aus dem untersten Lias von Lämmerbach bei Salzburg und bildet (Fig. 7 u. 8) ein zusammengedrücktes Exemplar davon ab. Dasselbe liegt in der bayr. Staatssammlung unter *Atractites liassicum*. Dabei finden sich auch Stücke aus Kammerkahr von zum Teil sehr eigentümlichem Aussehen. Ich

habe den Eindruck, daß eins davon durchaus dem spindelförmigen Vorderende einer großen *Xiphoteuthis* Huxley gleiche und vermute, daß es damit gleicher Art sei. Auch Mojsisowics bildet (1902, Suppl., p. 198, Taf. 16, Tig. 2) ein Fossil ab, das er für ein Rostrum von *Atractites* spec. hält. Steinmann bildet es (1910, p. 117) neuerdings ab und nennt es *Atractites applanatus* Steinm. Auch dieses (norische) Rostrum hat denselben Charakter. (Man vergleiche auch den *Atractites Ausseeanus* Mojs. und berücksichtige Mojs. 1902, Taf. 15, Fig. 2, p. 199.) Ist vielleicht das Proostracum von X. nur ein irrtümlich oder durch Fälschung angesetztes Rostrum? Oder haben die Atractiten etwa derartige Proostraca? Natürlich fehlt zurzeit das nötige Vergleichsmaterial zur Entscheidung dieser Fragen. Da aber X. ohnehin (durch den Bau des Phragmocons) den Atractiten nahesteht, müssen sie durchaus hierher gestellt werden (vgl. auch Keferstein 1866, Taf. 131, Fig. 10—12 und Zittel 1885, p. 496, Fig. 677).

H. Die Familie der *Belemnoteuthidae* (Zitt. 1885) Naef 1921.

(System, p. 534.)

Die Familie gründet sich auf die Eigenart der Scheide bei der folgenden Gattung und Art, die sicher den Belemniten nahesteht.

Die Gattung *Belemnoteuthis* Pearce 1842.

Dazu *B. antiqua* (Cunnington) = *Belemnoteuthis antiqua* (Cunn.) Pearce 1842 = „*Onychoteuthis antiqua*“ Owen 1844, p. 65—66 (auch „*Belemnosepia*“, „*Acanthoteuthis*“)[1] = *Belemnites Puzosianus* d'Orb. 1845, Taf. 34, sowie 1846, Pal. univ., Taf. 35 und 56 = *Belemnoteuthis antiqua* Mantell 1848 = *Belemnites Owenii* Quenstedt 1849, p. 436, 525, Taf. 36 (Fig. 19 daselbst ist wirklich ein Belemnit mit Bauchfurche) = *Acanthoteuthis antiqua* Morris 1885 = *Belemnoteuthis antiqua* Woodward 1856 [vgl. Zittel 1885, p. 512, Fischer 1887, p. 365, Fig. 143, sowie Quenstedt 1885, p. 510, Taf. 39 *(„Onychoteuthis Owenii“)*].

Über die höchst interessante Art *Belemnoteuthis antiqua* (Cunn.) Pearce sind viele irreleitende Angaben gemacht worden, die zum Teil auf Verwechslung beruhen, zum Teil auf voreiliger Deutung des ganz besonders reichen Materials an wohlerhaltenen Fossilien.

---

1) Fälschlich mit *Belemnites Puzosianus* d'Orb. 1842 aus denselben Schichten identifiziert als „*B. Owenii* Pratt“, p. 65 (Zittel 1885, p. 501, Fig. 684).

Dieselben zeigen Phragmocon, Scheide mit kurzem Rostrum, Muskelmantel, Tintenbeutel, Kopf mit Augen, Trichter, Arme mit Haken. Nur vom Proostacum sollen Reste fehlen(?). Vgl. darüber aber Huxley 1864, der sie, vielleicht irrtümlich, deutlich beschreibt. In der Mitte des Rückens treten (nach Fischer 1887, Fig. 143 a) deutliche Parabelstreifen auf, die auf ein typisches Rostrum wenigstens hindeuten. Wir zweifeln nicht daran, daß auch hier ein Proostracum nach Art der Fig. 90 vorhanden sei; die Zartheit des Gebildes mag seine Erhaltung immerhin beeinträchtigen und den sicheren Nachweis erschweren. (Leider habe ich die guten englischen Originale noch nicht gesehen!) Sonst haben wir hier eine Belemnoidenart, bei der, ähnlich wie für *Acanthoteuthis speciosa* (*Bel. semisulcatus?* p. 250), eine volle Rekonstruktion auf Grund direkter Beobachtung möglich ist. Die gewonnenen Vorstellungen vom allgemeinen Typus sind dabei fast nur noch bestätigend (Fig. 67 b); wahrscheinlich würde eine erneute Untersuchung der Originale noch mehr zutage bringen.

Die Scheide muß im Umriß als typisch betrachtet werden; immerhin ist ihre Konsistenz auffallend hinfällig und der Querschnitt weist einige besondere Differenzierungen auf: In der ventralen Mittellinie findet sich eine feine Verstärkungsrippe, von leichten Furchen eingefaßt; auf der Dorsalseite treten zwei nach vorn divergierende Wülste auf, die eine mediale Rinne einschließen und langsam verstreichen (Fig. 67). Das Rostrum ist eine kurze, leicht zugerundete Kegelspitze, die in Umrissen an *Coeloteuthis* (p. 231, Fig. 84 i) erinnert. Die deutliche Radialstruktur von Rostrum und Scheide (vgl. Quenstedt 1847, Taf. 26), nähert *B.* überhaupt den Belemnitiden, von deren ältesten Formen sie sich wohl herleitet. Wie bei *Coeloteuthis* fehlt die konzentrische Blätterstruktur des Rostrums.

B. muß ein Oberflächenschwimmer gewesen sein, wie die geringe Belastung des Phragmocons beweist. Bei der Rekonstruktion bin ich in einigen Punkten von meinen Vorlagen abgewichen: Die Flossen habe ich in typischer Form (Fig. 62) eingesetzt, statt die herausgefaulten Massen neben dem Mantelsack in üblicher Weise dafür zu halten. Arm und Augen habe ich ebenfalls mit den typischen Einzelheiten (Lidrand, Schwimmsäume) versehen und so einen durchaus lebendig vorstellbaren Tintenfisch bekommen.

Zeitlich beschränkt sich dieser Typus auf das Oxfordien und ist bis jetzt im Ornatenton von Christian Malford (Wiltshire) und

Gammelshausen (Württemberg) gefunden. Die schönen Phragmocone von der zweiten Fundstelle zeigen einen Profilwinkel von 21—22°. (Vgl. p. 251 über *Acanthoteuthis speciosa!*) Auch die Distanz der Septen ist etwa dieselbe, wie bei *B. semisulcatus* und *Ac. speciosa* im hinteren Teil des Kegels. Die Möglichkeit näherer Verwandtschaft mit der fast gleichaltrigen *Ac. sp.* ist daher immer noch in Betracht zu ziehen. Jedenfalls aber handelt es sich um ein durchaus Belemniten-ähnliches Tier, bei dem nur die Scheide verkümmert ist.

I. Die Familie der *Diploconidae* nov.

Die Gattung *Diploconus* Zittel 1868.

Wegen des auffallend schmalen Proostracums (Fig. 65 i) und des Mangels (?) der Radialfaserung im Rostrum, das überdies auffallend kurz und stumpf ist, wird die folgende Art von den Belemniten abgesondert, aus denen sie wahrscheinlich, ebenso wie *Belemniteuthis*, hervorgegangen ist: Ihre Stellung ist damit nicht abgeklärt. Jedenfalls kann *Diploconus belemnitoides* Zittel 1868 an keine andere bekannte Gattung angeschlossen werden und es ist einfach zur Vermeidung weiterer monotypischer Familien geschehen, wenn ich 1921 (vgl. auch die neue Auflage der Grundzüge Zittels durch Broili) *Diploconus* bei den *Belemnoteuthidae* beließ. Vielleicht liegt hier eine Übergangsform von den Belemnoiden zu den Sepioiden vor (vgl. p. 31), was durch die kurze, massige Scheide, die starke Ventralkrümmung und das zeitliche Auftreten im obersten Malm (Tithon) einigermaßen wahrscheinlich ist. Im Einzelnen vergleiche man die Fig. 65 f—i, die nach den Originalstücken und Figuren Zittels gezeichnet ist. Bemerkenswert ist die merkliche Schrägstellung der Septen, die in der dorsalen Mittellinie deutlich vorgezogen sind. Das ist zum Teil durch den ovalen Querschnitt des Phragmocons bewirkt, welcher hier eine Ausladung zeigt, einen spitzen Eipol andeutend.

Die Gattung *Conoteuthis* d'Orb. 1842.

Hierher *C. Dupini (anus)* d'Orbigny 1842 (Annales), Taf. 12, Fig. 1—5, p. 377 (Pal. fr. crét., Taf. 1). Vgl. auch 1845, 1855, p. 444, Taf. 32, 1846 (Pal. univ.), Taf. 30. Owen 1844 stellte *C.* zu *Belemnites*, ebenso Zittel 1885 u. A. Quenstedt 1858 sieht darin eine „*Onychoteuthis*". Da wir die Scheide nicht kennen,

sondern nur kleine Phragmocone aus dem Aptien von Frankreich und (nach Woodward 1856, p. 402, 601) aus dem Gault Englands, ist die Stellung problematisch. Über diese merkwürdige Belemnoidenform kennen wir nur die wenig befriedigenden Angaben des Autors. Es handelt sich dabei um ein Unikum, das augenscheinlich schon durch die Untersuchung gelitten hat und verloren zu sein scheint. d'Orbigny sagt darüber (Annales, p. 366): „Parmi les nombreuses et importantes communications, que je dois à l'obligeance de M. le docteur Dupin, se trouvait un petit cône, sur lequel ce zélé naturaliste appelait plus particulièrement mon attention. Il l'avait découvert dans les argiles néocomiennes supérieurs des environs d'Ervy (Aube). Au premier aperçu, ce cône me parut ressembler au cône alvéolaire des *Bélemnites*. En l'éxaminant avec soin, je reconnus d'abord une forme plus arquée, plus d'obliquité dans les cloisons; et à l'aide d'une bonne loupe, les lignes d'acroissement de l'osselet corné laissées sur l'alvéole pyriteux, me montrèrent, non pas un osselet élargi en dessus, comme celui des *Bélemnites*, mais un osselet très étroit, analogue en tout, à celui des Ommastrèphes. Ce cône, que j'appellerai Conoteuthe (*Conoteuthis*) m'offrait donc une bélemnite à osselet étroit, comme celui des *Ommastrephes* ou un Ommastrephe pourvu d'un cône alvéolaire, analogue à celui des *Bélemnites*".

Das Bild, das d'Orb. von dieser vermuteten Zwischenform gab (loc. cit., Taf. 12, Fig. 1), ist natürlich eine Rekonstruktion, einem Ommatostrephiden unverhältnismäßig und ohne Berechtigung angenähert. Über die relative Länge des Proostracums ist ja nichts auszumachen, ebensowenig ist der freie Rand des Conus beobachtet. d'Orbigny sagt (1845) selbst, daß der ungekammerte Teil ergänzt sei. Was übrig bleibt, sind die Eigenschaften eines Phragmocons von *Diploconus* Zittel, sobald man von dem Auftreten einer starken Rippe (vgl. Fig. 70 d) in der dorsalen Mittellinie, d. h. einer auffälligen Verdickung des schmalen Proostracums absieht. Jedenfalls aber hat man einen Typ von Belemnoiden vor sich, dem man am ehesten gerecht wird, wenn man ihn hier anschließt. (Vgl. auch Keferstein 1866, Taf. 130, Fig. 14—16, Fischer 1887, Taf. 2, Fig. 9).

(?) Die Gattung *Amblybelus* n. gen.

An dieser Stelle muß mindestens anhangsweise auch ein problematisches Fossil nochmals erwähnt werden, auf das wir

schon oben (p. 205) hinwiesen, nämlich *B. obtusus* Blainv. (Fig. 71 v). Wenn die Abbildungen nur teilweise richtig sind (was zweifelhaft erscheinen mag), könnten sie auch einem Coeloteuthis-ähnlichen Tier zugehören. Sie zeigen allerdings ziemlich spitze Phragmocone (20—21°) mit dichtstehenden Septen. Die Anfangskammer erscheint, im Gegensatz zu allen andern Belemnoiden breit, und völlig flach (wie bei gewissen Nautiloiden) und bedingt damit den problematischen Charakter des Fossils. Die Scheide ist nach Art eines Belemnoiden gebaut, zeigt aber kein abgesetztes Rostrum, sondern umgibt den sonderbaren Anfangsteil nur mit leichter Verdickung. Eine Apikallinie fehlt. Das Original Knorrs gehörte einem „Kabinett Klein" an und soll bei Lauffenberg gefunden sein. (Ob es Blainville selbst gesehen hat, ist fraglich). Sollten die Abbildungen genau sein, so müßten sie einer völlig alleinstehenden Belemnoidengattung zugeschrieben werden, für die wir die Bezeichnung *Amblybelus* vorschlagen wollen.

K. Die Familie der *Vasseuriidae* Naef 1921.

(System p. 634).

Wie die vorigen, so verdankt auch diese Familie ihre Isolierung nur der Unmöglichkeit, die folgende Form neben anderen sinngemäß unterzubringen.

Die Gattung *Vasseuria* Mun.-Chalmas 1880.

Fig. 96. „Rostrum und Phragmocon von *Vasseuria occidentalis* Munier-Chalmas". Nach Abel 1916, p. 146, Fig. 60. — In Wirklichkeit gehört nur der obere Teil zu *Vasseuria*, der untere ist eine willkürlich angesetzte *Belosepiella* (vgl. p. 60.)

Hierher einen der wenigen eocänen Belemnoiden, der in Frankreich verbreitet zu sein scheint (Pariser Becken, Loire, Bretagne) *Vasseuria occidentalis* Mun.-Ch. 1880, p. 291. Vgl. die Abbildungen und die Beschreibung bei Vasseur 1881, Taf. 1, Fig. 8—15, Fischer 1887, p. 359, Fig. 137, sowie die Darstellung von *Belosepiella*, die wir früher (p. 60) gegeben haben.

Was nun von *Vasseuria* erhalten ist, sind Scheiden in Dentalium-artiger Form, die äußerlich auffallend an *Aulacoceras* erinnern. Darum ist die Gattung auch neuerdings wieder (v. Bülow 1915, p. 37, Steinmann 1910, p. 107) als Abkömmlung dieser uralten Gattung betrachtet worden. Die groben und recht un-

regelmäßigen Rippen und scharfen Furchen der Scheide legen freilich eine solche Ansicht nahe. Bei näherem Zusehen ist das aber auch alles: Die Alveole (Fig. 94 c) ist auffallend kurz und stumpf und, wie bei Belemniten, etwas ventral verschoben. Die Septen scheinen nach den Spuren der Suturen merklich schräg zu stehen, wodurch die Annäherung an Belopteriden motiviert werden könnte. Außer den Suturen sind auf der Innenseite der Alveole Linien zu erkennen, die man für Zuwachslinien halten muß. Sie sind dorsal bogenförmig vorgezogen (Parabellinien) und diese Zone wird seitlich durch Längsstreifen abgeschnitten, zwischen denen man die Hyperbelstreifen suchen müßte. Die Alveolen sind aber dazu viel zu klein und zu korrodiert. Auf der Ventralseite sind vorwärts geöffnete Bogen wahrzunehmen, so daß alles auf eine typische Belemnoidenform des freien Schalenrandes deutet (Fig. 94 c, d, e). In Fischers Figuren ist offenbar die Hyperbelzone unterdrückt (loc. cit. p. 359).

Die Vorstellung, die wir uns von dem Träger dieser Scheiden machen, gibt Fig. 94a wieder. Wir haben danach ein Belemnoidentier vor uns, das sich durch große Schlankheit und ein verhältnismäßig schweres Rostrum, welches ohne Absatz in die dicke Scheide übergeht und leicht dorsal abgebogen ist, auszeichnet. Wir halten *V.* wegen der wenig regelmäßigen Form der Scheiden eher für eine am Grunde lebende Belemnoidenart.

L. Rückblick auf die fossilen Belemnoidea und ihren Werdegang.

Als älteste Belemnoiden haben zweifellos die Aulacoceratiden zu gelten, die in der unteren Trias, bzw. schon im Perm (p. 266) erscheinen. Ihre stratigraphische Verbreitung ist mir freilich aus der Literatur nicht genügend durchsichtig geworden, um eine historische Betrachtung darauf zu gründen. — Sie erlauben zweifellos die morphologische Anlehnung an die Orthoceren, doch sind sie bereits als durchaus echte Dibranchiaten zu betrachten. Ihre Verwandtschaft mit den Belemniten ist augenscheinlich durch die Gattung *Atractites* vermittelt, welche ins obere Lias hinaufreicht und somit auch zeitlich den Anschluß erlaubt. Eine genauere Verfolgung von Übergangsreihen durch bestimmte Arten hindurch ist zur Zeit nicht möglich. Vielleicht sind die Belemniten in zwei Stämmen aus *A.* hervorgegangen. Darauf deutet wenigstens die

frühe scharfe Gliederung derselben (p. 225 und 258) in *Hastatites*- und *Nannobelus*-typus hin, die unter den ältesten Belemniten kaum durch Mittelformen verbunden sind. An die *Passaloteuthinae*, d. h. den an *Nannobelus* sich enger anschließenden Urtypus der mittleren Liasbelemniten schießen sich die der weiteren Unterfamilien schon im oberen Lias an. (Sicher der *Belemnopsis*- u. *Cylindroteuthis*-Typus). Auch hier ist eine strenge Verfolgung von Entwicklungsreihen zur Zeit noch nicht möglich. Die Herkunft der eocänen Gattungen *Styracoteuthis* und *Bayanoteuthis* ist völlig problematisch. Die letztere erinnert eher an *Cylindroteuthis*-formen, während die erstere *Belemnitella* ähnlicher sein mag. Die kleinen Gruppen der Belemnoiden können als absplitternde Zweige eines Hauptstammes angesehen werden: Die triadische *Phragmoteuthis* steht völlig isoliert neben den Aulacoceratiden, *Xiphoteuthis* im unteren Lias in problematischer Stellung neben *Atractites*. *Belemnoteuthis* im oberen Dogger könnte ein verspäteter Nachkomme von *Coeloteuthis* sein. *Diploconus* ist ebenfalls wohl als ein Abkömmling ältester Belemniten des *Nannobelus*-typs aufzufassen; sein Bau und Vorkommen im obersten Malm suggeriert die Möglichkeit einer Beziehung zu den Sepioiden, die im Eocän auftauchen. *Vasseuria* ist nirgends enger anzuschließen.

V. Teil:

Die *Octopoda* oder Kraken-artigen Tintenfische.

Inhalt: A. Diagnosen. B. Allgemeine Betrachtung (p. 284). C. Die Gattung Palaeoctopus (p. 285). D. Die Gattung Argonauta (p. 287).

A. Diagnosen.

Octopoden sind Dibranchiaten mit acht, meist gleichartigen Fangarmen, von denen das dritte Paar von oben den Tentakelarmen der Decapoden homolog ist, indem ein dorsales Paar fehlt, — bei denen die Öffnung der ein- oder zweireihig angeordneten Saugnäpfe nicht durch einen hornigen Ring gestützt wird und diese sich daher niemals in Haken umwandeln können (!), — bei denen die Saugnäpfe nicht durch eine tiefe Einschnürung von ihren muskulösen „Trägern" oder Basalpolstern abgesetzt sind, wenn sie auch durch Verlängerung derselben ebenfalls „gestielt" erscheinen können, — bei denen ein Mundarmkranz oder „Buccaltrichter" völlig fehlt, — bei denen das Trichterrohr niemals eine Trichterklappe aufweist, — bei denen die Nierenöffnung noch der Kiemenbasis, nämlich dem Grunde des abführenden Gefäßes zugeordnet ist, — bei denen der dorsale Mantelrand mit dem Nacken breit verwachsen ist und die Nackenscheibe völlig fehlt, — bei denen die mediodorsale Partie der Mantelhöhle zwischen den Stellarganglien nach hinten greift und hier zu einem weiten Sack ausgedehnt ist, der mit dem ventralen Mantelsack weiter hinten in der Gegend der Kiemen wieder in sekundäre Verbindung tritt, — deren Kiemenaxe zwischen zu- und abführendem Gefäß einen weiten Längskanal aufweist, — bei denen der Muskelmantel ventro-median durch einen mächtigen Muskel, der die Mantelhöhle durchquert, an den

Körper geheftet ist, — bei denen weibliche Geschlechtsleiter symmetrisch, die männlichen nur links vorhanden sind, — bei denen die innere Schale völlig rudimentär ist, ohne Andeutung der typischen Gliederung.

Wir lassen dieser allgemeinen Diagnose die der beiden rezenten Unterordnungen folgen:

1. *Cirroteuthoidea* sind Octopoden mit flügelartigen, muskulösen Flossen, welche weit getrennt an den Seiten des quer verbreiterten, im Muskelmantel steckenden, unpaaren Schalenrudiments inserieren, — mit zwei Reihen von Cirren auf der Innenfläche der Arme, welche die einreihig angeordneten Saugnäpfe jederseits begleiten und mit denselben alternieren, — bei denen die Arme auf dem größten Teil ihrer Länge durch eine mächtige Schirmhaut verbunden sind. Typus planktonisch.
2. *Polypodoidea* sind Octopoden ohne echte Flossen (an deren Stelle zum Teil Hautleisten oder -falten die Seiten des Mantels einnehmen), — mit 1—2 Reihen von Näpfen auf den Armen, die niemals von Cirren begleitet sind, — bei denen die Schirmhaut meist den größeren Teil der Armlänge frei läßt, — bei denen das Schalenrudiment durch zwei getrennte Knorpelstäbchen dargestellt ist, oder völlig fehlt. Typus benthonisch.

B. Allgemeine Betrachtung.

Von den Octopoden muß an dieser Stelle nur der Vollständigkeit halber gesprochen werden. Da ihre Schulpe völlig rudimentär sind, offenbar schon bei den ältesten Vertretern, sind uns nur äußerst spärliche Reste aus vergangenen Erdperioden zugekommen [1]).

Zwar wissen wir längst (Voltz 1835, Appellöf 1899), daß auch die Octopoden innere Schalen anlegen; stets kommt ein Schalensack zur Anlage, der dem der Decapoden durchaus gleicht,

1) Dies mag auch an der Zartheit und Kleinheit der Ausgangstypen, die ich mir schwimmend und kriechend denke, gelegen sein: So weitgehende Verkümmerung der Schale kann überhaupt nur in einer Formenreihe stattgefunden haben, deren Schalenentwicklung sich wenig über die erste Anlage erhob. — So ist es auch nicht als zufällig zu betrachten, daß die ältesten Sepioiden so kleine Typen darstellen, deren einfachere Struktur eher die weitgehende Verschiebung primärer Korrelationen erlaubte. Umgekehrt erscheint ja eine Steigerung der Körpergröße als eine Begleiterscheinung der Ausgestaltung und Machtentfaltung festgelegter Organisationstypen.

aber von Anfang kleiner als bei diesen ist (Cephalopoden Bd 2, Taf. 25, 33 und 37!) und bei manchen Formen postembryonal völlig verkümmert (Argonautiden). Bei anderen (Octopodiden) erhalten sich die seitlichen Teile, als „Knorpelstäbchen" im Muskelmantel steckend. Sie bleiben also als Stützen des Muskelmantels bestehen und zwar da, wo typischerweise bei allen Dibranchiaten die Trichterretraktoren inserieren (Fig. 64). Die höchste Entwicklung zeigt das Schalenrudiment noch bei den *Cirroteuthoidea*, wo es auch im medialen Teil erhalten bleibt, und in den seitlichen Verbreiterungen auch noch als Flossenstütze dient (vgl. p. 34). Fossil ist das Gebilde bis heute nicht bekannt geworden. Da es viel zu sehr rückgebildet ist, um einen strengeren Vergleich mit den bekannten Decapodenschalen zu erlauben, würde es von den Paläontologen auch kaum richtig gedeutet worden sein, obwohl ein Paläontologe (Voltz) es entdeckt hat (p. 190). Nirgends ist mehr die sichere Andeutung eines Conus wahrzunehmen, noch viel weniger die einer Kammerung. Die dem Typus am nächsten stehenden Cirroteuthoiden (auch wohl die altertümlichsten), nämlich die *Vampyroteuthidae*, zeigen immerhin noch einen leicht schüsselförmigen Schulp dorsal im Hinterteil des Mantelsackes. Eine Unterscheidung von Proostracum und Conus ist aber auch da nicht ausgesprochen (Madoka-Sasaki 1920, Proc. Un. St. Mus., vol. 58, p. 23).

Die rezenten Octopoden bilden zwei natürliche Unterordnungen, die ich (1921) als *Polypodoidea* und *Cirroteuthoidea* bezeichnet habe. Die älteste fossile Gattung *Palaeoctopus* ist in diesen nicht ohne Zwang unterzubringen. Sie verlangt vielmehr die Aufstellung einer besonderen Unterordnung der *Palaeoctopoda* (Naef 1921), welche wohl zu den rezenten in ähnlichem Verhältnis steht, wie die *Belemnoidea* zu den *Teuthoidea* und *Sepioidea*.

C. Die Gattung *Palaeoctopus* Woodward 1896.

Hierher nur ein einzelnes Stück, nämlich *Calaïs Newboldi* de Sowerby 1846 = *Palaeoctopus Newboldi* (de Sow.) Woodward 1896 (Qu. J. Geol. Soc., p. 229) [zuerst auch von W. als *Calaïs Newboldi* (1896, Geol. Mag., p. 567) bezeichnet, eine Benennung, die dann aus nomenklatorischen Gründen aufgegeben wurde]. Das Tier ist auf einer Platte von Kalkschiefer aus der oberen Kreide des Libanon prachtvoll erhalten, so daß man ohne weitere Rekonstruktion den Eindruck eines richtigen Octopoden gewinnt. (Die Fig. 97 *b* gibt nur die sicher erkennbaren Teile des Fossils wieder, ohne Er-

gänzung. Man vergleiche damit die Wiederherstellung durch Dollo (1912, p. 126, auch bei Abel 1916, p. 83), die kaum sehr glücklich ist. Besonders ähnlich ist das Tier einem jungen *O. macropus* (Fig. 97 *d*). In der Einreihigkeit der Saugnäpfe schließt es sich an die rezenten *Eledone*-Arten an (*a*). Von allen Polypodoiden weicht es aber durch den Besitz echter Flossen ab, von allen anderen Octopoden überhaupt durch den seltsam kleinen Kopf.

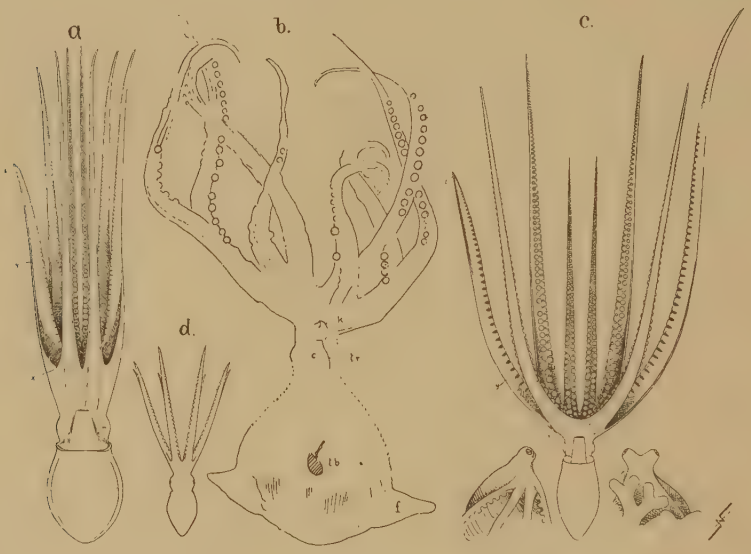


Fig. 97. Zur Rekonstruktion von *Palaeoctopus Newboldi* aus der Kreide von Syrien (*b*).

a Eledone cirrosa (Lam.). Junges Männchen aus Neapel, Ventralansicht. *x*, *y*, *z* Teile des Hectocotylus. $^1/_4$ nat. Gr. Saugnäpfe wie bei *b* einreihig!

b Wohl erkennbare Leiche von *Palaeoctopus* auf einer Kalkplatte aus Sahel-Alma nach Woodward 1896, Taf. 6 (½ nat. Gr.). — *k* Kiefer, *c* Kopf, *tr* Trichter, *tb* Tintenbeutel, *f* Flosse.

c Octopus Defilippii Vérany aus Neapel. Ventralansicht und typische Stellungen auf dem Meeresgrund. Links „stelzend". Rechts lauernd hinter einem Bryozoenstämmchen, dem er auffallend gleicht. Man beachte die Augen! Saugnäpfe zweireihig ($^1/_4$ nat. Gr.). Von diesen rezenten Typen unterscheidet sich *Palaeoctopus* durch relativ kleinen Kopf, dickeren Mantelsack, Besitz von Flossen, kürzere Arme.

d Octopus macropus Risso aus Neapel; jugendliche Form. $^1/_2$. — Kurze Arme zeigen auch die jungen Tiere der heutigen *Octopodidae*. Die dargestellte Art zeigt im ausgewachsenen Zustand phänomenal lange Arme! (Vgl. auch Fig. 98!)

Die Flossen an sich würden auf eine Zugehörigkeit zu den Cirroteuthoiden schließen lassen. Doch spricht dagegen ihre besondere Form und Stellung, sowie der ganze Habitus des Tieres. Danach haben wir dasselbe eher als einen Vorläufer der Polypodoiden zu betrachten oder eben als eine Mittelform, deren besondere Stellung

eine eigene systematische Einheit höheren Grades fordert (p. 284). Leider ist das Schalenrudiment nicht beobachtet. Es dürfte die für Octopoden vollständigste Ausbildung der Fig. 4c zeigen, d. h. eine querstehende, gewölbte Platte darstellen, die das Hinterende des auffällig aufgetriebenen Mantelsackes stützt und seitlich die Flossen trägt.

D. Die Gattung *Argonauta* L.

Während der fossile *Palaeoctopus* außer seiner Mittelstellung zwischen den rezenten Unterordnungen kaum etwas besonders Auffallendes an sich trägt, stellt die zweite der fossil erhaltenen Octopodengattungen zweifellos einen der fragwürdigsten und interessantesten Tiertypen dar, die wir kennen. Sie hat denn auch zu einer großen Zahl mehr oder weniger berechtigten Deutungen und Hypothesen Anlaß gegeben, neben denen nüchtern sachliche Betrachtung und Beobachtung seltsam zu kurz gekommen sind. Eine ausführliche Darstellung des Baues und der Entwicklung wird meine Monographie der rezenten Cephalopoden bringen, in deren erschienenen Teilen (Bd. II, Taf. 32—37) man zunächst die embryonalen Stadien, von der Furchung an, lückenlos verfolgen kann. Dieselben schließen sich eng an die anderer Octopoden an, und zeigen, wie diese, die Bildung eines kleinen Schalensackes als Rudiment der inneren Schale. Dieser ist aber hier ganz besonders kümmerlich, wenigzellig und gegen Ende der embryonalen Entwicklung kaum noch nachzuweisen. — Das ausschlüpfende Tierchen ist ein richtiger kleiner Octopode und gleicht ganz besonders den entsprechenden Stadien der anderen Argonautiden (loc. cit. Taf. 31). Von irgend einer Andeutung äußerer Schalenbildung ist keine Spur zu bemerken; der „Mantel" (der ja ohnehin nicht dem primären der Tetrabranchiaten homolog ist, wie wir p. 22 festgestellt haben) trägt im Gegenteil auf seiner Haut das Borsten- oder Stachelkleid der typischen Octopodenlarven, was die Sekretion einer typischen Schale als ganz undenkbar erscheinen läßt.

Auch viel ältere Jugendstadien der beiden Geschlechter (Fig. 98) tragen noch den allgemeinen Habitus anderer Octopodenlarven und eine auffällige Verschiedenheit von Männchen und Weibchen, sowie irgendwelche Einleitung der Schalenbildung beim letzteren fehlen völlig. Diese kommt erst bei einer gewissen Größe zustande, und zwar zunächst dadurch, daß die Dorsalarme

sich eigentümlich verlängern und dabei schlingenartig zusammenbiegen. In der Schlinge spannt sich eine Hautfalte aus, die Anlage der „Schalenhaut". Längs des distalen Armteils aber kommen

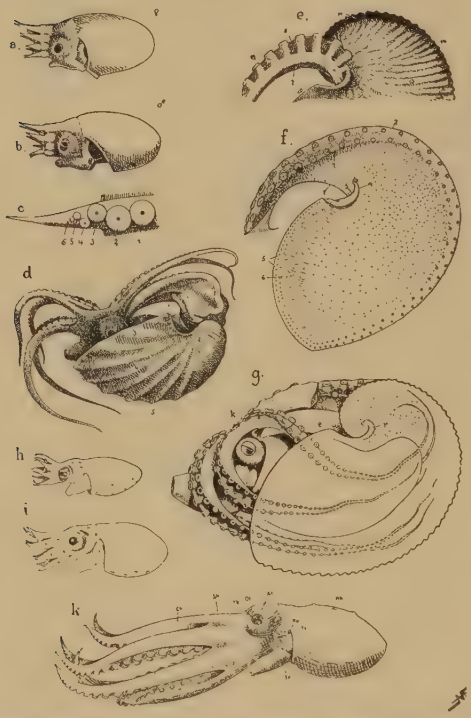


Fig. 98. Zur Morphologie der Gattung *Argonauta*.

a Junges Weibchen von *A. argo* L. aus dem Plankton von Neapel, ohne äußere Schale, nach völliger Reduktion des (in embryonaler Zeit angelegten) Rudimentes der inneren und vor der Umbildung der Dorsalarme. Es ist hier ein typischer junger Octopode dargestellt, ganz ähnlich den entsprechenden Stadien der Octopusarten (*h*, *i*). $^5/_1$ nat. Gr.

b Ein entsprechendes Stadium des Männchens, ebendaher. Die Mantelhöhle ist durch Schrumpfung des Muskelmantels aufgerissen, die Druckknopfverbindung zwischen Mantel- und Trichterhafte gelöst, und man sieht die inneren Teile des Trichterapparates. Der linke Arm des dritten Paares beginnt sich zum *Hectocotylus* umzubilden. $^5/_1$ nat. Gr.

c Ein Dorsalarm des Weibchens *a*, wie die anderen gebildet, mit den drei typischen larvalen Näpfen (*1*—*3*) und den Anlagen von vier weiteren, die später, wie die Blattanlagen am Vegetationspunkt eines Cormophytenstengels, fortschreitend vermehrt werden. $^{25}/_1$ n. Gr.

d Ein junges Weibchen derselben Art, nach Ausbildung der Schalenarme und Anlage einer kahnförmigen Schale. *3* deren wachsender freier Rand; *2* der nach oben gekehrte, zur Collumella werdende Rand; *1* die Ohrecken desselben, später bald voraneilend, bald wieder zurückbleibend; *4* Schalenrippe; *5* Höcker des Kieles. $^3/_2$ n. Gr.

e der Schalenarm eines erwachsenen Weibchens, durch Ausgreifen der langstieligen Näpfe aus der Schale herauskriechend, um sie später völlig zu umfassen. *12* Napfstiel, *8* Zwischenhaut, *2* Armaxe, *9* Columella, *10* wachsender Rand, *13* Rippe, *14* Kielhöcker, *11* schwarze Substanz, auf den oberen Teil des Kieles nachträglich aufgelagert. $^1/_4$ nat. Größe.

f Ausgebreiteter Schalenarm rechts, schlingenartig, mit zwischengespannter Schalenhaut. *1* die Näpfe verbindende innere Hautfalte, *7* äußere Hautfalte, *2* freier Rand der Schalenhaut, *3* Naht zwischen Anfangs- und Endteil (*4*) derselben, *5* der den wachsenden Rand der Schale umfassende Armteil, innen und außen begleitet von einem drüsigen Streifen, welcher daran weiterbaut (*6*) und hier nur durch Andeutung der Schalendrüsentubuli gekennzeichnet ist

g Reifes Weibchen. $^1/_4$ nat. Gr. (nach demselben Exemplar) in der Schale bei typischer Schwimmhaltung dargestellt. Der linke Schalenarm ist abgeschnitten, die Schale selbst durchscheinend gedacht. *k* Kieferspitzen, *e* Eier, in allen Stadien der Entwicklung, *r* Columella.

h und *i* junger *Octopus vulgaris* Lam. aus dem Plankton von Neapel, in der Hauptsache wie *a* gebaut. $^5/_1$ nat. Größe.

k Junger *O. vulgaris* nach dem Übergang zur benthonischen Lebensweise; mit Ausnahme der hier normalen Dorsalarme durchaus so, wie das Tier der Fig. *d* gebildet. $^2/_1$ nat. Größe. *Ch* Chromatophoren, *Sh* Schirmhaut, *Pu* Pupille, *Ol* Oberlid, *Al* Außenlid, *Ro* Riechorgan, *Tt* Trichtertasche, *Tr* Trichterrohr, *Hh* Hauthöcker.

eigentümlich verstärkte Hautdrüsen zur Ausbildung, die eigentlichen Erzeuger der „Argonautaschale". Leider war es mir nicht möglich, die erste Anlage dieses Gebildes selber zu verfolgen, doch ist dieselbe, nach der ganzen Struktur und Bildungsweise späterer Stadien zu schließen, nur folgendermaßen vorzustellen: Die beiden Schalenarme legen sich auf das Hinterende des Mantelsackes zurück, dasselbe sozusagen als Form benutzend und beginnen gemeinsam die Absonderung eines rasch erhärtenden Schälchens von mützenartiger Gestalt. Diese erste Anlage wächst dann weiterhin in der Weise zu, wie wir es an den älteren Stadien studieren können: Der drüsentragende Armteil legt sich dem freien Rande an und wird im Falz um denselben herumgebogen, indem die eine Napfreihe auf die Innenseite des Schälchens übergreift. Der sie begleitende Hautsaum trägt kleinere Drüsenkomplexe und bildet damit weiterhin eine innere (dünnere) Schalenschicht, während die sonst gleichartige stärkere, äußere von dem breiten Drüsenstreifen der Schalenhaut erzeugt wird (Fig. 98 d).

Frühe Jugendschalen sind von Hoyle (1904, Taf. 10, Fig. 12) dargestellt worden; doch kann man ihre Beschaffenheit auch aus jedem älteren Gehäuse an Hand der Zuwachsstreifung herauslesen. Danach ergibt sich folgendes: Die erste schüssel- bis mützenförmige Anlage, deren Zweiteiligkeit nicht so sehr, wie man bei der Paarigkeit der Schalenarme erwarten sollte, auffällig ist, wird zunächst konzentrisch ringsum angebaut (Fig. 98 d). Erst später beginnt der ventrale Rand vorauszueilen, während der dorsale seitlich auseinandergezogen und allmählig zur „Columella" verdickt wird. Die Grenze bildet eine scharfe Ecke, die vielfach, wie die „Ohren" von Ammonitenschalen, stark im Wachstum vorauseilt, später oft wieder völlig zurücktritt. —

In der später durch Rippen, Kiel und Kielhöcker verzierten Schale sitzt und schwimmt das rasch heranwachsende Argonautaweibchen mit zurückgeschlagenen Armen, in einer Haltung (Fig. 98 und 100), die überhaupt als die typische Defensivstellung eines Octopoden in seiner Höhle anzusehen ist. Augen, Mund und Kiefer, sowie die kräftigen Armbasen mit ihren Näpfen sind aktionsbereit, die übrigen Teile im schützenden Versteck. (Solche Haltung wird bei der Konservierung meist auch von den schalenlosen Argonautiden (und anderen Octopoden) angenommen, wie man in jeder Sammlung feststellen kann.) Das Tier kann, hart bedrängt, sein

Gehäuse auch verlassen, um später wieder dahin zurückzukehren, ganz im Gegensatz zu dem, was im Verhalten zwischen Weichtieren und ihren Schalen sonst beobachtet wird.

Von einer Homologisierung dieses seltsamen Apparates mit einem Ammonitenhaus kann nach diesen Angaben keine Rede sein, wie jeder bisher etwa noch anders Denkende leicht einsieht. Trotzdem ist die Übereinstimmung der Gesamterscheinung beider Gebilde höchst auffallend und soll unten (p. 292) noch eine hypothetische Deutung erfahren. Auch eine Art seltsamer „Anspielung" an die bekannten Nautilusschalen muß erwähnt werden. Der allmählig nach oben und vorn gerichtete Jugendteil des Argonautakahns wird später am Kiel durch sekundäre Auflagerung einer „schwarzen Substanz" verziert, eine ökologisch zu interpretierende Erscheinung: Dieser Teil ist zwischen den Dorsalarmen häufig unbedeckt und würde sonst als heller Fleck die Schutzfärbung der anderen Abschnitte kompromittieren. (Die Ausbildung der Schalenhaut, welche beim ungestörten Schwimmen das ganze Gebilde (Fig. 100) umhüllt, teilt demselben ja auch die Möglichkeit der Einbeziehnung in das Spiel des Chromatophorenapparates mit. — Über die durchaus anders zu deutende schwarze Substanz bei Nautilus vgl. man Cephalopoden, Bd. 1, p. 62.)

Auffallend früh beginnen die jungen Argonauten ihre Laiche am Dach des Kahnes (Wirbel) zu befestigen, so daß dieser auch damit seine hauptsächliche Bestimmung als Brutapparat verrät, die schon durch die Beschränkung auf das Weibchen dokumentiert ist. In der Natur dürften auch die ausschlüpfenden Jungen noch eine Weile Schutz im Bereich desselben finden. Doch sind sie bei ihrer ausgesprochen planktonischen Natur einer postembryonalen Brutpflege kaum bedürftig. Vor vielen Feinden schützt sie schon ihre auffallende Kleinheit (1,4 mm!) und große Zahl (Hunderttausende von einer Mutter).

Durch diese Darstellung, die nur als vorläufige Mitteilung aufzufassen ist, haben wir die immer wieder auftauchende Ansicht, die Argonauten seien Abkömmlinge der Ammoniten, widerlegen und ein objektives Verständnis auch der fossilen Verwandten ermöglichen wollen. (Vgl. Cephalopoden, Bd. 1, Kap. 56.)

Die Brutschalen der Weibchen sind nämlich die einzigen fossilen Reste, welche uns von den Arten vergangener Zeiten erhalten geblieben sind. Sie treten seit dem Miocän auf und gleichen in allen Teilen denen der rezenten Formen, meist ohne mit den-

selben völlig identisch zu sein. Über einfachere morphogenetische Vorstadien erfahren wir also aus diesen fossilen Gehäusen nichts[1]).

Anhaltspunkte für die stammesgeschichtliche Entstehung der Argonautaschale können folgende Tatsachen ergeben: Ein anderer lebender Argonautide, *Tremoctopus violaceus* D. Ch., erzeugt, ebenfalls durch Drüsen der Dorsalarme, knebelartige Körper, an denen er seine Eier befestigt und mitträgt. Darin müssen wir zweifellos ein Homologon der Brutschalen von *Argonauta* sehen, so wenig ähnlich die Gebilde sind; denn sie vertreten im Leben des Tieres durchaus dieselbe Stelle (Laichträger). (Vgl. darüber später Cephalopoden, Bd. I, Kap. 54). Die *Argonauta* nächstverwandte Art, *Ocythoë tuberculata* Raf., die ich durchaus zur gleichen Unterfamilie stellte, ist völlig vivipar geworden (auch *Argonauta* legt ihre Eier erst nach Ablauf der Furchung und Keimblätterbildung ab!) und bedarf daher leider keines Brutapparates mehr. Dagegen finden wir bei dem Männchen derselben einen seltsamen Instinkt: Dasselbe bemächtigt sich einer leeren Salpentonne oder frißt eine gefüllte aus, um sich dann in dieselbe (ebenso, wie das Argonautaweibchen in seine Schale) hineinsetzen und als nektonischer Diogenes herumzureisen (vgl. Jatta 1896, Taf. 7, Fig. 8). Auch das Weibchen von *Ocythoë* nimmt meist krampfhaft die Stellung einer in der Schale sitzenden *Argonauta* ein, wenn man das Tier gefangen vor sich hat. Fast alle konservierten Stücke zeigen derart zurückgebogene Arme. Auch tragen sie in der Schlinge derselben eine der Schalenhaut von A. vergleichbare Bildung, freilich ohne die besonders differenzierten Drüsen.

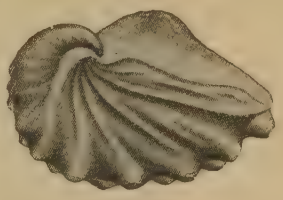


Fig. 99. Fossile Argonautaschale. *A. Sismondae* Bellardi 1872, aus dem Pliocän Oberitaliens. (¾ nat. Gr.) Aus v. Strommer 1909.

Auf diese Tatsachen gestützt, stelle ich folgende Hypothese

1) Vielleicht besteht immerhin eine Ausnahme: Aus dem Malm wurde von d'Orbigny (1839, Taf. 15, Fig. 6) die „*Sepia*" *venusta* Münst. (1837, p. 252) beschrieben und abgebildet (siehe auch d'Orb. 1840, Taf. 5, Fig. 7, sowie Chenu 1859, p. 45, Fig. 137). Um eine *Sepia* kann es sich hier nicht handeln, auch nicht um eine *Trachyteuthis*, die d'Orb. ja noch zu *S.* stellt. Dagegen hat das Schälchen, dessen Originalstück in München liegt, eine gewisse Ähnlichkeit mit der Jugendschale von *Argonauta* (vgl. Hoyle 1904), ohne doch mit derselben wirklich übereinzustimmen. Dazu ist das problematische Gebilde zu flach (gedrückt?) und jedenfalls ist seine Zugehörigkeit völlig unsicher. Über eine andere Verwendung desselben Namens vgl. p. 143.

auf: Die Vorfahren der lebenden Argonautiden bemächtigten sich im reifen Zustand leerer Schalen, um darin ihren Laich abzusetzen. Derselbe wurde (wie bei anderen Octopoden) an der Brutstelle mit Hilfe der Arme befestigt, wobei Sekrete von Hautdrüsen wirksam waren. Später hat die Absonderung dieser Drüsen die Vergrößerung des Brutbehälters selber übernommen, ähnlich wie *Adamsia palliata* das Schneckengehäuse für den darin hausenden Einsiedlerkrebs weiterbaut. Zuletzt diente das fremde Gehäuse nur noch als Kern für das selbsterzeugte und wurde schließlich ganz entbehrlich. — Diese Hypothese beantwortet zunächst die Frage: Wie ist es möglich, daß ein so vollkommenes und regelmäßiges Gebilde innerhalb einer sonst streng geprägten Gruppe anscheinend gänzlich unvermittelt auftritt? Denn natürlich ist es biologisch ganz unsinnig, ohne Anknüpfung an leichter zugängliche Möglichkeiten die Erzeugung eines derartigen Apparates zu erwarten. Daß aber fremde Schalen einem Tier als Bruthälter dienen können, zeigt uns z. B. *Phronima sedentaria*, ein Amphipode, dessen Weibchen ebenfalls in einem leeren Salpengehäuse herumfährt und darin seinen Laich absetzt. Lehrreich ist auch ein näherer Verwandter, *Octopus Digueti*, der als Kinderstube eine ausgeräumte Muschelschale benutzt. (Vgl. Prometheus, Bd. 9, 1897 oder Rochebrune 1896 in Nouv. Arch. Mus. Hist. N. Paris, vol. 8, p. 75).

Außerdem erklärt meine Annahme vielleicht die seltsame Übereinstimmung, die in der allgemeinen Form zwischen einer Argonauta und gewissen Ammoniten der oberen Kreide besteht: Denn es liegt nach diesen Voraussetzungen nahe, zu denken, daß die lufthaltigen, leicht schwimmenden Ammonitenschalen besonders geeignet waren, den Vorfahren unserer Argonauten als Bruträume zu dienen, ja es ist dies eigentlich die gegebene Ergänzung unserer Hypothese. Ich nehme also an, es haben sich die Urargonauten in leere Ammonitenschalen gesetzt und sich denselben in der angedeuteten Weise angepaßt.

Da die Octopoden (Polypodoiden) die Neigung haben, in jeden geeignet scheinenden Hohlraum hineinzukriechen und sich darin häuslich niederzulassen[1]), ist es ganz sicher, daß die an jedem

1) Diese Neigung wird z. B. beim Fang an den süditalienischen Küsten planmäßig ausgenutzt, indem man durch Stricke verbundene kleine Krüge in großer Zahl auf den Meeresboden hinunterläßt und nach einiger Zeit wieder heraufholt. Dann pflegt ein wesentlicher Teil derselben von Kraken bewohnt zu sein, die beim Heraufholen sich nur umso krampfhafter in ihr Versteck zurückziehen.

Strand massenhaft vorkommenden leeren Ammonschalen vielfach von diesen Tieren bewohnt wurden. *Argonauta* wußte aber, über solche naheliegende Anpassung hinausstrebend, sich wieder unab-

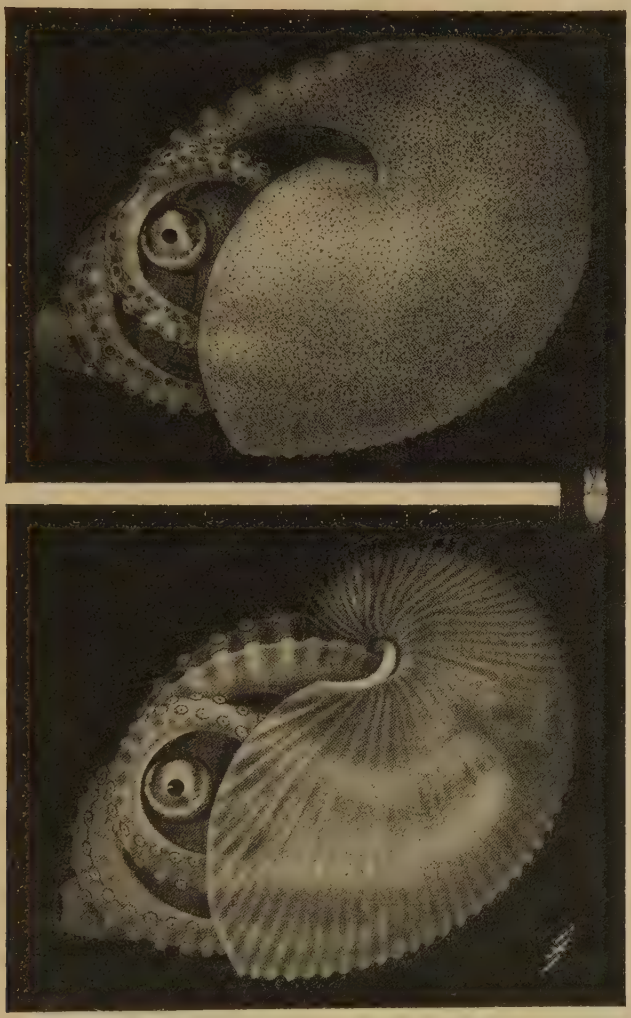


Fig. 100. *Argonauta argo L.* $^1/_2$ nat. Größe. Im Aquarium nach dem Leben studiert und unter Verwertung von Skizzen und Photographien nach dem Absterben gezeichnet. (Aus Cephalop. Bd. 1, Taf. 11.)

Oben: Erwachsenes Weibchen mit ausgespannten Schalenarmen und eingehüllter Schale.
Unten: Dasselbe mit eingezogenen Schalenarmen, eine im Bereich von Hindernissen stets sofort angenommene, ebenfalls typische Haltung. Die Dorsalarme sind, wie die anderen, mitsamt der Schalenhaut im Gehäuse untergebracht.
In der Mitte: Das schalenlose Zwergmännchen in natürlicher Proportion (erwachsen).

hängig zu machen vom fremden Material; und zwar muß dies schon am Ende des Mesozoikums, d. h. in der oberen Kreide geschehen sein, weil die Ammoniten nachher ausstarben und die Nautilidenschalen zu spärlich vorhanden waren, um einen vollwertigen Ersatz zu bieten, auch nicht eine so geeignete Form zeigen. (Die kurze Wohnkammer (p. 20) hängt in der Schwebe mehr nach unten).

Natürlich müssen wir annehmen, daß die ganze Familie der Argonautiden sich zuerst in der angedeuteten Richtung entwickelt habe. Doch ist nur bei der Gattung *Argonauta* das Resultat in anschaulicher Form fixiert worden. *Ocythoë* und *Tremoctopus* hatten es offenbar nicht soweit gebracht und mußten sich beim Aussterben der Ammoniten anders behelfen (p. 291); d. h. sie waren gezwungen, auf die entlehnte Wohnung zu verzichten, ohne dafür eigenen vollen Ersatz schaffen zu können.

Es ist eine hier nicht zu untersuchende aber höchst interessante Frage, ob die weitgehende vollkommene Imitation der Schalenverzierung gewisser Kreideammoniten (Rippen, Kiel, Kielhöcker) durch *Argonauta* sozusagen auf der Übertragung eines Formgefühls beruhe. (Ich bin meinerseits davon überzeugt und möchte auf diese Betrachtungsweise an anderer Stelle zurückkommen.

Fossile Argonautaschalen sind nur spärlich erhalten, wie man denn auch die rezenten „Papiernautili" kaum je abgelöst vom Tier in vollständigen Stücken findet. Scherben werden gelegentlich „gedraged". Es will also nichts gegen unsere Auffassung besagen, wenn wir diese Gattung paläontologisch nicht mit Sicherheit (p. 291) bis zur Kreide zurück verfolgen können.

Die älteste bekannte Argonauta ist *A. Johanneus* Hilter (1915, p. 107, Taf. 1, Fig. 1—2). Sie stammt aus dem Miocän Steiermarks. Auch aus Japan ist eine fossile Art bekannt geworden: *A. Yoshiwarae* n. sp. (vgl. Yoshiwara 1901, p. 174, Taf. 5.) Sie entstammt einem neogenen, blaugrauen Tuff ohne genaue Altersbestimmung. — Über je eine fossile Argonautaschale berichten auch schon v. Eichwald 1830 *(A. Zborzewskji)*, der sie zu den Foraminiferen, sowie Boenninghaus *(A. cornu)*, der sie zu den Ammoniten stellte. Aus dem Pliocän von Piemont stammen *A. Sismondae* Bellardi (Liguria p. 11, Taf. 1, Fig. 1) (unsere Fig. 99) und *A. hians* Solander 1786, eine noch lebende Art. Vgl. Bülow 1920, p. 219 und Bellardi 1838.

Schlußwort.

Wir haben in den vorstehenden Betrachtungen über ein außerordentlich weitläufiges Sachgebiet zweierlei Interessen verfolgt, spezielle und allgemeine. Einmal handelte es sich darum, die natürliche Ordnung in einer bisher völlig unübersehbaren Mannigfaltigkeit zu ermittein und zur Darstellung zu bringen. Daß uns das bis zu einem gewissen Grade gelungen ist, werden sachkundige Leser wohl gerne anerkennen, um so mehr, als wir auf die Lücken unseres Wissens selber aufmerksam gemacht haben. Wahrscheinlich wird künftige Forschung noch manchen fehlenden Strich in das umrissene Bild einfügen und im einzelnen daran tüchtig zu bessern haben. Ob es ihr jemals gelingen wird, durch stufenweise Aneinanderreihung eng verwandter Arten dem Verlauf einer historischen Entwicklung im Sinne der Phylogenetik „klarzulegen"? Ich muß es bezweifeln und wage es höchstens für die Familie der Belemniten in größeren Bruchstücken vorauszusehen. Wenn es uns gelungen ist, trotzdem aus zahllosen Einzelheiten ein Ganzes zu machen, verdanken wir dies nicht einem fleißigen Zusammentragen von Bausteinen, sondern nur einer planvollen Synthese. — Dies führt uns auf die zweite Absicht:

Wir wollten mit dieser Abhandlung zeigen, wie man überhaupt Paläontologie als biologische Disziplin methodisch bebetreiben kann, d. h. ein Musterbeispiel wirklicher „Paläobiologie" liefern, an dem sich die Grundsätze solcher Wissenschaft klarlegen lassen. Dabei kam es uns vor allem darauf an, die Aufgabe selbst sicher ins Auge zu fassen und, die allgemeinsten Voraussetzungen nach denen ihre Lösung (überhaupt) erfolgen kann, eindeutig festzustellen, um später mit logischer Konsequenz die sich daraus ergebenden Folgerungen ziehen zu können.

Wir haben der vorstehenden Darstellung die Anschauung zugrunde gelegt, es sei die Vielheit der auf-

tretenden Gestaltungen der Ausdruck eines in der Zeit abgelaufenen Prozesses, nämlich einer Abwandlung der morphologischen Normen. Gegenstand unseres wissenschaftlichen Interesses sind in letzter Linie (statt hypothetischer Blutsverwandtschaft) diese Normen selbst. Sie sind aber auch wieder Voraussetzung der Darstellung und die Darstellung Mittel zur Prüfung der Voraussetzungen gewesen. Die Typen bedeuteten die Grundlage für die Rekonstruktion einzelner Fossilien und die dabei gewonnenen Bilder waren wieder (in ihrer Naturmäßigkeit und Übereinstimmung mit speziellen Tatsachen) die Bestätigung für die Ausgangsvorstellung. So verhält es sich jedenfalls heute, nachdem wir das ganze Gebiet übersehen gelernt haben.

Daß auch dieses Ziel nur in schrittweiser Annäherung erreicht werden konnte, versteht sich bei dem ganzen Charakter der Bestrebungen von selbst; ebenso, daß eine letzte Vollkommenheit auch hier nicht verlangt werden kann, ganz abgesehen von den Mängeln, die durch äußere Hinderung und persönliches Versagen bedingt sind. Doch glauben wir einen Weg gezeigt zu haben, der zwar nicht so sehr neu, aber, besser als bisher geschah, beleuchtet und zielbewußt begangen worden ist. —

Wir geben zum Schluß eine Übersicht des ganzen Systems lebender und fossiler Dibranchiatengattungen, in der wir das Skelett einer planvoll durchgeführten Synthese sehen.

Familien und Gattungen der dibranchiaten Cephalopoden.

I. Ordnung: **Decapoda** Leach 1818.

Unterordnung a) † **Belemnoidea** Naef 1912.

1. ***Aulacoceratidae*** Bernard 1895. *Aulacoceras* Hauer 1860, *Dictyoconites* Mojs. 1902, *Calliconites* Gemm. 1904, *Atractites* Gümb. 1861.
2. ***Phragmoteuthidae*** Naef 1921. *Phragmoteuthis* Mojs 1882.
3. ***Xiphoteuthidae*** Naef 1921. *Xiphoteuthis* Huxley 1864.
4. ***Belemnitidae*** d'Orb. 1845. a) ***Hastitinae*** nov.: *Hastites* Mayer 1883, *Rhabdobelus* n. g. ***Coeloteuthinae*** nov.: *Coeloteuthis* Liss. 1915. ***Passaloteuthinae*** nov.: *Nannobelus* Pawlow 1913, *Passaloteuthis* Liss. 1915, *Pseudohastites* n. g., *Brachybelus* Naef 1922, *Homaloteuthis* Stolley 1919, *Megateuthis* Bayle 1878, *Gastrobelus* n. g., *Pleurobelus* n. g., *Odontobelus* n. g., *Salpingoteuthis* Liss. 1915, *Dactyloteuthis* Bayle 1878. ***Cylindroteuthinae***

nov.: *Cylindroteuthis* Bayle 1878, *Pachyteuthis* Bayle 1878, *Oxyteuthis* Stolley 1911, *Aulacoteuthis* Stolley 1911, *Rhaphibelus* n. g., *Belemnopsinae* nov.: *Belemnopsis* Bayle 1878, *Hibolites* Mayer 1883, *Belemnoconus* n. g., *Parahibolites* Stolley 1911, *Mesohibolites* Stolley 1911, *Neohibolites* Stolley 1911, *Belemnitella* d'Orb. 1845, *Actinocamax* Miller 1823, *Dicoelites* Böhm 1906. *Duvaliinae* (Pavl.): *Duvalia* Bayle 1878, *Pseudoduvalia* n. g., *Pseudobelus* Blainv. 1825, *Conobelus* Stolley 1919, *Rhopaloteuthis* Liss. 1915. *Bayanoteuthinae* nov.: *Bayanoteuthis* Mun.-Ch., *Styracoteuthis* Crick.

5. *Belemnoteuthidae* (Zitt. 1885) Naef 1921. *Belemnoteuthis* Pearce 1842.
6. *Diploconidae* nov. fam. *Diploconus* Zitt. 1868, *Conoteuthis* d'Orb. 1842, *Amblybelus* n. g.
7. *Vasseuriidae* Naef 1921. *Vasseuria* Mun.-Ch. 1880.

Unterordnung b) **Teuthoidea** Naef 1916.

α) † **Prototeuthoidea** Naef 1921.

1. *Plesioteuthidae* Naef 1921. *Paraplesioteuthis* Naef 1921, *Plesioteuthis* Wagner 1860, *Styloteuthis* Fritsch 1910.
2. *Leptoteuthidae* Naef 1921. *Leptoteuthis* H. v. M. 1834.
3. *Geoteuthidae* Naef 1921. *Geoteuthis* Münst. 1843.
4. *Belopeltidae* Naef 1921. *Belopeltis* Voltz 1840, *Parabelopeltis* Naef 1921, *Loliginites* (Quenst. 1849) Naef 1921.
5. *Lioteuthidae* nov. fam. *Lioteuthis* n. g.

β) † **Mesoteuthoidea** Naef 1921.

1. *Trachyteuthidae* Naef 1921. *Trachyteuthis* H. v. M. 1846, *Glyphiteuthis* Reuß 1870.
2. *Beloteuthidae* Naef 1921. *Beloteuthis* Münst. 1843.
3. *Palaeologinidae* Naef 1921. *Palaeololigo* Naef 1921 (= *Teuthopsis* Wagn. 1860), *Tusoteuthis* Logan 1898, *Phylloteuthis* Meek u. Hayden 1860 (?), *Ptiloteuthis* Gabb. 1869 (?).
4. *Celaenidae* Naef 1921. *Celaeno* Münst. 1892, *Celaenoteuthis* n. g.

γ) **Metateuthoidea myopsida** (d'Orb 1845) Naef 1921.

1. *Loliginidae* Steenstr. 1861 (als „*Loliginei*"). *Loligo* Lam. 1799, *Sepioteuthis* Blainv. 1924, *Loliolus* Steenstr. 1856, *Doryteuthis* Naef 1912, *Alloteuthis* (Naef MS) Wülker 1920.
2. *Promachoteuthidae* Naef 1912. *Promachoteuthis* Hoyle 1885.
3. *Lepidoteuthidae* Naef 1912. *Lepidoteuthis* Joubin 1895.

δ) **Metateuthoidae oegopsida** (d'Orb 1845) Naef 1921.

1. *Bathyteuthidae* Pfeff. 1912. *Bathyteuthis* Hoyle 1885, *Ctenopteryx* Appelöf 1889.
2. *Gonatidae* Hoyle 1886. *Berryteuthis* Naef 1921, *Gonatus* Gray 1849, *Gonatopsis* Sasaki 1920.
3. *Onychoteuthidae* Gray 1849. *Onychoteuthis* Lichtenstein 1818, *Ancistroteuthis* Gray 1849, *Teleoteuthis* Verr. 1885, *Onychia* Lesueur 1821, *Chaunoteuthis* Appellöf 1891, *Tetronychoteuthis* Pfeff. 1900, *Moroteuthis* Verr. 1881, *Cycloteuthis* Joubin 1919[1]) (vgl. Cephal. Bd. I, p. 48).
4. *Neoteuthidae* Naef 1921. *Neoteuthis* Naef 1921.
5. *Octopodoteuthidae* Berry 1912. *Octopodoteuthis* Rüpp. 1844, *Cucioteuthis* Steenstr. 1882.
6. *Histioteuthidae* Verr. 1881. *Histioteuthis* d'Orb. 1839. *Calliteuthis* Verr. 1880 (*Stigmatoteuthis* Pfeff. 1900), *Histiopsis* Hoyle 1885, *Meleagroteuthis* Pfeff. 1900.
7. *Architeuthidae* Pfeff. 1900. *Architeuthis* (Steenstr. 1857) Verr. 1880.
8. *Enoploteuthidae* Chun 1910. *a) Pyroteuthinae: Pyroteuthis* Hoyle 1904, *Pterygioteuthis* Fischer 1896, *b) Lycoteuthinae: Lycoteuthis* Pfeff. 1900, *Lampadioteuthis* Berry 1916, *Nematolampas* Berry 1913, *c) Enoploteuthinae: Enoploteuthis* d'Orb. 1839, *Abralia* Gray 1849, *Abraliopsis* Joubin 1896, *Ancistrochirus* Gray 1849, *Thelidioteuthis* Pfeff. 1900.
9. *Psychroteuthidae* Thiele 1921. *Psychroteuthis* Th. 1921.
10. *Ommatostrephidae* Gill. 1871. *Illex* Steenstr. 1880, *Todaropsis* Girard 1889, *Nototodarus* Pfeff. 1912, *Ommatostrephes* d'Orb. 1835, *Dosidicus* Steenstr. 1857, *Hyaloteuthis* Gray 1849, *Sthenoteuthis* Verr. 1880, *Symplectoteuthis* Pfeff. 1900, *Eucleoteuthis* Berry 1916.
11. *Thysanoteuthidae* Keferst. 1866, *Thysanoteuthis* Troschel 1857.
12. *Brachioteuthidae* Pfeff. 1908. *Brachioteuthis* Verr. 1881.
13. *Chiroteuthidae* Gray 1849. *a) Chiroteuthinae: Chiroteuthis* d'Orb. 1839, *Chirothauma* Chun 1910, *b) Mastigoteuthinae: Mastigoteuthis* Verr. 1881 (*Chiroteuthoides* Berry 1920, *Idioteuthis* Sasaki 1916), *c) Grimalditeuthinae* (*Grimalditeuthidae* Pfeff. 1900): *Grimalditeuthis* Joubin 1898, *Enoptroteuthis* Berry 1920.

1) Joubin (Bull. Monaco, No. 351, p. 2) schafft für diese offenbar den Enoploteuthiden sich nähernde Form, eine besondere, nicht haltbare Familie.

14. *Cranchiidae* Gray 1849. *a) Cranchiinae: Cranchia* Leach 1817, *Leachia* Lesueur 1821, *Pyrgopsis* Rochebr. 1884, *Liochranchia* Pfeff. 1884, *Liguriella* Issel 1908; *b) Taoniinae: Phasmatopsis* Rochebr. 1884, *Toxeuma* Chun 1906, *Taonius* Steenstr. 1861, *Desmoteuthis* Verr. 1882, *Megalocranchia* Pfeff. 1884, *Taonidium* Pfeff. 1900, *Chrystalloteuthis* Chun 1906, *Phasmatoteuthion* Pfeff. 1912, *Galiteuthis* Joubin 1898, *Corynomma* Chun 1906, *Bathothauma* Chun 1906, *Verrilliteuthis* Berry 1916, *Leucocranchia* Joubin 1912, *Henseniotheuthis* Pfeff. 1900, *Sandalops* Chun 1906, *Helicocranchia* Massy 1907, *Teuthowenia* Chun 1910.
15. *Joubiniteuthidae* nov. fam. p. 299 *Joubiniteuthis* Berry 1920.[1])

Unterordnung **c) Sepiodea** Naef 1916.

1. † *Belemnosidae* Naef 1921. *Belemnosis* Edwards 1849, *Belemnosella* nov., *Spiriulirostrella* Naef 1921.
2. † *Belopteridae* Naef 1921. *Beloptera* (Desh.) Blainv. 1825, *Belopterella* Naef 1921, *Belopterina* Mun.-Ch. 1872. *Belopteridium* n. g.
3. † *Belosepiellidae* Naef 1921. *Belosepiella* Alessandrini 1905.
4. † *Spirulirostridae* Naef 1921. *Spirulirostra* d'Orb. 1841, *Spirulirostridium* n. g.
5. † *Spirulirostrinidae* Naef 1921. *Spirulirostrina* Canavari 1892.
6. *Spirulidae* (d'Orb. 1826) Owen 1836. *Spirula* Lam. 1801.
7. *Sepiidae* Keferstein 1866. *a)* † *Belosepiinae* Naef 1921: *Belosepia* Voltz 1830, *b) Sepiinae* Naef 1921: *Sepia* L. 1758, *Sepiella* Gray 1849, *Hemisepius* Steenstr. 1875, *Metasepia* Hoyle 1885.
8. *Idiosepiidae* Appelöf 1898. *Idiosepius* Steenstr. 1881.
9. *Sepiolidae* Keferstein 1866. *a) Sepiadariinae* Naef 1912: *Sepiadarium* Steenstr. 1881, *Sepioloidea* d'Orb. 1845, *b) Rossiinae* Naef 1912: *Rossia* Owen 1834, *Semirossia* Steenstr. 1887, *c) Heteroteuthinae* Naef 1912: *Heteroteuthis* Gray 1949, *Nectoteuthis* Verr. 1883, *Iridoteuthis* Naef 1912, *Stoloteuthis* Verr. 1881, *d) Sepiolinae* Naef 1912: *Sepiolina* Naef 1912, *Euprymna* Steenstr. 1887, *Sepiola* Leach 1817, *Sepietta* Naef 1912, *Rondeletiola* Naef 1921.

---

1) Hierher „*Chiroteuthis*“ *Portieri* Joubin 1916 (Bull. Monaco, No. 317). Ein höchst eigenartiger Oegopside, der mit der Gattung *Chiroteuthis* nicht viel zu tun hat und überhaupt an keine andere bekannte Gattung enger angeschlossen werden kann. Die Gesamterscheinung erinnert an Abraliopsislarven. Vgl. die Originalbeschreibung Joubins, sowie Cephalopoden, Bd. I (Kap. 9, 1922).

II. Ordnung: **Octopoda** Leach 1818.

Unterordnung a) † **Palaeoctopoda** Naef 1921.

1. *Palaeoctopodidae* Dollo 1912, *Palaeoctopus* Woodw. 1896.

Unterordnung b) **Cirroteuthoidea** Berry 1920.

1. *Vampyroteuthidae* Thiele 1915. *Vampyroteuthis* Chun 1903, *Watasella* Sasaki 1920, *Melanoteuthis* Joubin 1912, *Laetmoteuthis* Berry 1913, *Hymenoteuthis* Thiele 1916.
2. *Cirroteuthidae* Keferstein 1866. *Cirroteuthis* Eschricht 1836, *Stauroteuthis* Verr. 1879, *Froekenia* Hoyle 1908, *Cirrothauma* Chun 1911, *Chunioteuthis* Grimpe 1916.
3. *Opisthoteuthidae* Verr. 1896. *Opistoteuthis* Verr. 1883.

Unterordnung c) **Polypodoidea** Naef 1921.

α) **Ctenoglossa** Naef 1921[1]).

1. *Amphitretidae* Hoyle 1886. *Amphitretus* Hoyle 1885.
2. *Bolitaenidae* Chun 1911. *Bolitaena* (Steenstr. 1859, Hoyle 1886) Chun 1904, *Eledonella* Verr. 1884 (*Japetella* Hoyle 1885), *Vitreledonella* Joubin 1918.

β) **Heteroglossa** Naef 1921.

1. *Octopodidae* d'Orb. 1845. *Octopus* Lam. 1799, *Eledone* Leach 1817, *Velodona* Chun 1915, *Cistopus* Gray 1849, *Pinnoctopus* d'Orb. 1845.
2. *Argonautidae* Naef 1912. a) *Argonautinae* Naef 1921: *Argonauta* L. 1758, *Ocythoë* Rafinesque 1814. b) *Tremoctopodinae* Naef 1821: *Tremoctopus* D.-Ch. 1829, *Alloposus* Verr. 1880.

Dieser graphischen Übersicht, welche von zeitlichen Verhältnissen absieht, lassen wir eine zweite folgen, welche die morpho-

1) Als Nominaltypus der hier zusammengefaßten Gattungen soll *Bolitaena diaphana* (Chun 1915, p. 493) gelten; als Merkmal die mehrspitzigen Radulazähne der seitlichen Reihen, die sich bei Amphitretus (loc. cit. p. 533) wiederfinden. Die Bezeichnung ist so allgemein gehalten, daß sie auf jede Radulaform paßt und also ihren Wert nicht verliert, wenn etwa nahe Verwandte dieselbe in einfacherer Ausbildung zeigen.

logische Mannigfaltigkeit in das System der erdgeschichtlichen Stufen einfügt. Durch diese Kombination typischer Beziehungen mit stratigraphischen Daten kommt in der Tat eine Art von historischer Darstellung zustande. Die darin zutage tretende stammbaummäßige Ordnung ist freilich weit mehr auf Rechnung der systematischen Morphologie (Naef 1919, p. 20) als der paläontologischen Reihen zu setzen. Von einer lückenlosen Verfolgung auch nur der allgemeinsten Zusammenhänge durch die Formationen hindurch kann nicht gesprochen werden. Ungeheuere Lücken klaffen in den paläontologischen Urkunden. Wir stellen nur das Wesentlichste fest:

Von lebenden Octopodenfamilien enthalten nur die Argonautiden fossile Angehörige. Da es nicht möglich ist, die ganze Ordnung an mesozoische oder känozoische bekannte Formen (alles spezialisierte Decapoden!) anzuknüpfen, müssen bis auf ein einziges fragliches Fossil (Palaeoctopus) alle Vorfahren und ausgestorbenen Verwandten derselben verloren sein, jedenfalls hunderte von Typen. Noch auffallender ist, daß wir von den 17 Familien der Metateuthoiden, die zum großen Teil spätestens in der oberen Kreide entstanden sein müssen, keine fossile Art kennen. Auch hier sind zweifellos Hunderte vernichtet. Am merkwürdigsten ist der Mangel von (kalkschaligen!) sepioiden Decapoden vom unteren Lias bis ins Eocän, obgleich wir gezwungen sind, eine spezielle Verwandtschaft derselben mit den Teuthoiden gegenüber den Belemnoiden anzunehmen (p. 25, 167, 189). Da nämlich der Phragmocon schon den liassischen (ε) Prototeuthoiden fehlte, kommt für gemeinsame Vorfahren das unterste Lias als späteste Stufe in Betracht.

Sogar für die Belemniten ergibt das fossile Material keine geschlossenen und verzweigten bzw. rückwärts zusammenlaufenden Reihen. Daher ist auch hier die Annahme unabweislich, daß uns der größere Teil der Arten, welche die Stammreihen der wirklichen Entwicklung aufgebaut haben können, noch unbekannt ist. Aus diesem negativen Resultat allgemeine Schlußfolgerungen über den Vorgang der Entwicklung zu ziehen, ist völlig unberechtigt. [Es ist vielfach auf Rechnung der Erhaltungsbedingungen zu setzen, die für die meisten Arten recht ungünstig sind: Die Octopoden ermangeln der festen Schale, die Sepioiden sind in ihren typischen altertümlichen Formen außerordentlich kleine Litoraltiere]. Dagegen rechtfertigt es zweifellos die Ablösung der Morphologie auch als

historische von der Stammbaumforschung, die auf Fälle und Verhältnisse beschränkt bleiben muß, wo sich ihre Betrachtungsweise bewährt, indem eine Blutsverwantschaft sich sicher begründen läßt.

Fig. 101. Stammesgeschichtliche Übersicht der dibranchiaten Cephalopoden.

Die baumartige Konstruktion, die als Mittel zur Veranschaulichung systematischer Beziehungen auch dann unentbehrlich ist, wenn man eine wirkliche Abstammung nicht in Betracht ziehen will, ist hier in das stratigraphische System eingetragen. Es drückt so tatsächlich aus, was wir über den Werdegang der Gruppe mit einiger Wahrscheinlichkeit, zum Teil mit Sicherheit, annehmen dürfen. Die Kreuze bezeichnen die Stellen der anzunehmenden Entwicklungsreihen oder Metamorphosen von Typen, wo tatsächlich beobachtete Fossilien zeitlich und morphologisch etwa einzufügen sind. — Sie verraten die Zustände, bei denen die Abwandlung bestimmter Typen zu bestimmten Zeiten angekommen war, während wir die Phasen anderer Metamorphosen nicht kennen. Z. B. können wir natürlich nicht wissen, wie die „Ur-*Sepioidea*" in Dogger, Malm und Kreide ausgesehen haben, und ob sie diese Bezeichnung im Sinne der Definition auf p. 38 schon in allen Teilen verdienten. Es ist sehr wohl möglich, daß sie noch belemnoide Schalen trugen die erst in der oberen Kreide ihre Abwandlung erfuhren. *(Diploconidae?* Vgl. p. 31.)

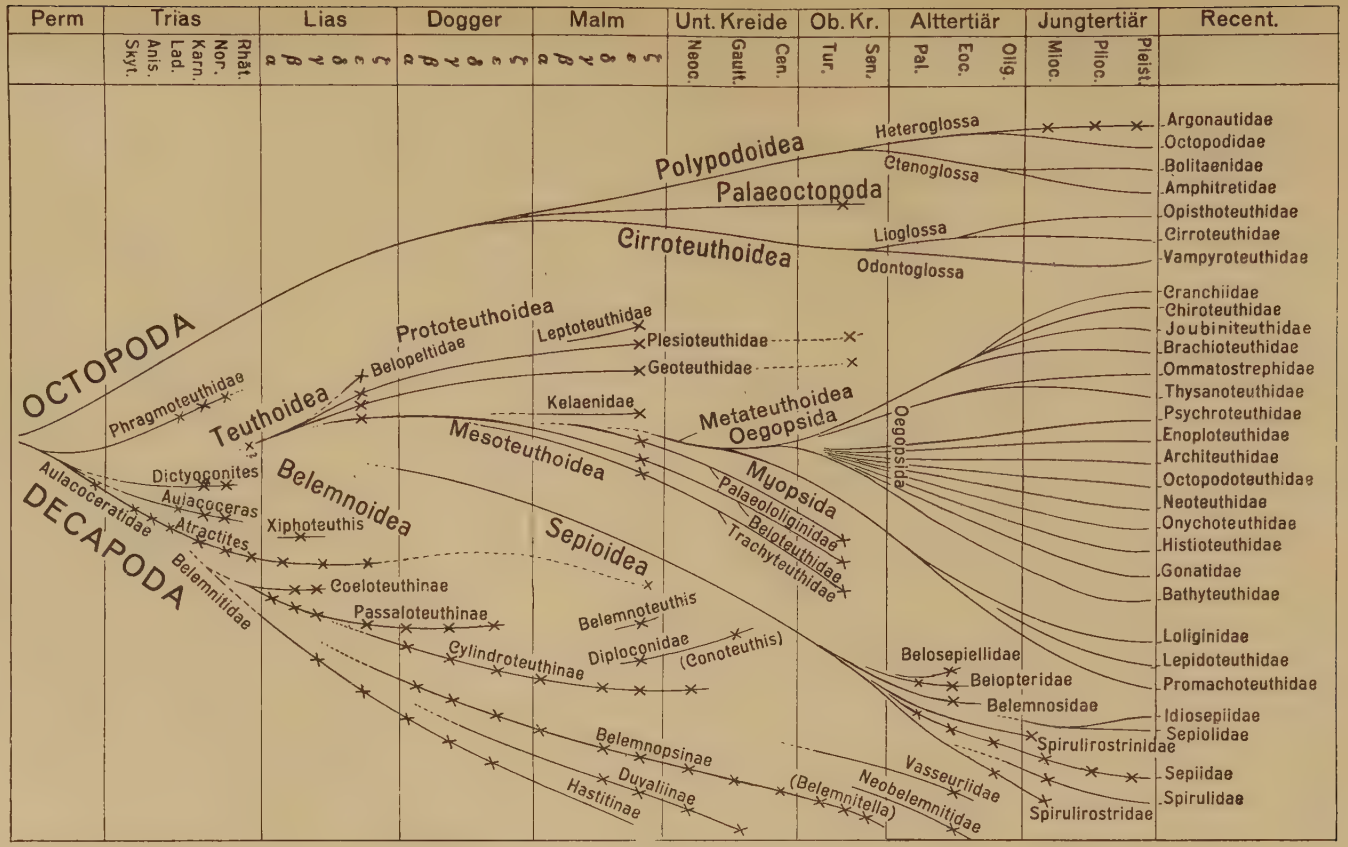


Fig. 101 (Erklärung s. p. 302).

Literaturverzeichnis.

1916. Abel, O., Paläobiologie der Cephalopoden. Jena, G. Fischer.

1921. Ibid., Die Methoden der paläobiologischen Forschung. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden (Abderhalden).

1835. Agassiz, A., Über Belemniten. Leonh. u. Bronns Jahrb. für Min.

1905. Alessandri, G. de, Avanzi di un nuovo genere di Cefalopodo del Eocene dei dintorni di Parigi. Riv. Ital. Paleontologia, v. XI.

1902. Angermann, E., Über das Genus *Acanthoteuthis* Münst. aus den lith. Schiefern Bayerns. N. Jahrb. f. Min., Beilagebd. XV.

1887. Appellöf, A., Om skalets bildning hos *Sepia officinalis* L. Öfvers. Vet.-Akak. Förh.

1894. Ibid., Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Kongl. Svenska Vet. Handl., Bd. XXV.

1899. Ibid., Über das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden (*Octopoda*). Bergens Mus. Aarb. No. 12.

1911. Arthaber, G. v., Die Trias von Albanien. Beitr. z. Geol. u. Pal. Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. XXIV.

1857. Barrande, Über die innere Struktur der Nautilidenschalen. N. Jahrb. f. Mikr.

1870. Ibid., Distribution des Céphalopodes dans les contrées siluriennes. Extr. du Syst. sil. du centre de la Bohème, v. II, Texte V. Prague et Paris.

1909. Bauer, V., Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. XIX.

1878. Bayle, E., Explication de la carte géologique de la France. t. 4, Atlas 1re partie: Fossiles principaux des terrains.

1838. Bellardi, L., Notice sur *l'Argonauta nitida* Lk. Bull. Soc. géol. Fr. (1) t. g.

1872. Ibid. J. Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. p. 1.

1910. Benecke, E. W., Über *Belemnites latesulcatus*. Zentralbl. f. Min.

1831. Bennet, G., The inhabitant of the pearly *Nautilus*. London medic. Gazette, v. VIII.

1888. Benoist, E. A., Description des Céphalopodes . . . . Coquilles fossiles des terrains tertiaires moyens du sud-ouest de la France, Actes Soc. Linn. Bordeaux, t. 42.

1895. Bernard, F., Élements de Paléontologie. Paris.

1900. Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVI, N. F. XXIX.

1861. Binkhorst, J. T. van den, Monographie . . . couches crétacées supérieures du Limbourg. Céphalopodes p. 1—12. 2. Aufl. Brüssel-Maestricht 1873.

1825. Blainville, D. de, Manuel de Malacologie et Conchyliologie. Paris 1825—27.

1827. Ibid., Mémoire sur les *Belemnites*. Paris. (Vgl. auch: Nouv. Bull. Soc. philom. 1825 und Ann. Sc. nat. t. VII. 1826.

1882. Blake, Monograph of British Cephalopoda. Part 1. London.

1861. Blanford, H., The fossil Cephalopoda of the cretaceons rocks of Southern India. Mem. Geol. Surv. India. — Calcutta.

1844. Bowerbank, J. S., Observations on the Structure of Shells. Trans. Micr. Soc. London.

1880. Branco, W., Beobachtungen an *Aulacoceras* v. Hauer. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. XXXII.

1879/80. Ibid., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Palaeontographica, Bd. XXVI u. XXVII.

1880. Ibid., Über die Verwandtschaftsverhältnisse der fossilen Cephalopoden. Zeitschr. d. D. geol. Ges.

1732. Breynius, J. Ph., Dissertatio physica de polythalamis, nova testaceorum classe . . . Gedani. (Danzig.)

1880. Brock, J., Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb., Bd. VI.

Broili, F., Vgl. Zittel Grundzüge 1885.

1858. Bronn, H. G., Beiträge zur triasischen Fauna der bituminösen Schiefer v. Raibl. N. Jahrb. f. Min. (Vgl. auch ebenda. 1859.)

1852. Ibid. u. Römer, F., Lethaea geognostica, Bd. I—II, 2. Aufl. Stuttgart.

1789. Brughière, Encyclopédie méthodique. Paris. Fortsetzung: Deshayes 1830.

1829. Buckland, W., On the discovery of a new species of Pterodactyle and . . . of a black substance resembling Sepia . . . ., in the Lias of Lyme Regis. Geol. Soc. London.

1835. Ibid., Notiz über die hydraulische Wirkung des Siphos bei den Nautilen . . . N. Jahrb. f. Min.

1836. Ibid., Bemerkungen über das Genus *Belemnosepia* und über den fossilen Tintensack in dem vorderen Kegel der Belemniten. Ebenda.

1836. Ibid., Geology and Mineralogy considered with reference to natural Theology. („Bridge water Treatise") London. (Vgl. Agassiz.)

1915. Büiow, E. v., Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor. Paläontologie v. Timor, 4. Lief. Stuttgart.

1916. Ibid., Über einen Phragmocon von *Aulacoceras sulcatum* von Hauer, aus der alp. Trias. Zentralbl. Min. Geol. Pal.

1920. Ibid., Fossilium Catalogus. Animalia. Pars 11. Cephalopoda dibranchiata. Berlin, W. Junk.

1894. Bullen, N. R. u. Harris, S. F., A Revision of the British Eocene Cephalopoda. Proc. Mal. Soc. London, v. 1.

1892. Canavari, M., Note di Malacologia fossile. 2. *Spirulirostrina Lovisatoi* n. g., n. sp. di Cefalopodo raccolto nel terziario di Sardegna . . . Bull. Soc. Mal. Ital., v. XVI.

1843. Carpenter, W., On the microsc. Structure of Shells. Cephalopoda. Rep. Brit. Ass. f. adv. of Sc. (Vgl. auch 1844, 1847.)

1914. Chapmann, F., Australasian Fossils. London.

1859. Chenu, J. C., Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Paris, Masson.

1900. Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena. (2. Aufl., 1903.)

1910. Ibid., *Spirula australis* Lam. — Ber. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss., Bd. LXII.

1910. Ibid., Die Cephalopoden. I. Teil: *Oegopsida*. Wiss. Erg. D. Tiefsee-Exp., Bd. XVIII.

1915. Ibid., 2. Teil: *Myopsida*, *Octopoda*. Bd. XVIII 2.

1894. Clarke, J. M., The early stages of Bactrites. Ann. Geol., v. XIV.
1895—98. Coßmann, M., Mollusques eocéniques de la Loire-Inférieure. Bull. Soc. Sc. Nat. de l'ouest de la Fr. t. 5. Nantes.
1900—03. Coßmann, M. u. Pissaro, G. Faune éocénique du Cotentin (Mollusques) Bull. Soc. Géol. Normandie, t. 19 et 23.
1910—13. Ibid., Iconographie complète des coquilles de l'éocène des environs de Paris. t. 2. Paris.
1896. Crick, G. C., On the proostracum of a Belemnite from the upper Lias of Alderton, Gloucestershire. Proc. Mal. Soc., v. II (vgl. auch v. I).
1897. Ibid., *Acanthoteuthis speciosa* Münst. Geol. Mag. (4), v. IV.
1897. Ibid., On an example of *Acanthoteuthis speciosa*. Ibid.
1900. Ibid., The buccal membrane of *Acanthoteuthis speciosa*. Proc. Mal. Soc., v. III.
1902. Note on the Type-Specimen of *Belemnoteuthis Montefiorei* J. Buckman . . . Proc, Mal. Soc., v. V.
1902. Ibid., Note on a Dibranchiate Cephalopod (*Belopterina Levesquei* d'Orb.). Ibid.
1904. Ibid., Cephalopods from the N. W. Indian Frontier. Geol. Mag. (5), v. I.
1907. Ibid., On the arms of the Belemnite. Proc. Mal. Soc., v. VII. London.
1910. Ibid., On *Belemnocamax Boweri* n. gen. et sp. lower chalk of Lincolnshire. Proc. Geol. Ass., v. XXI.
1915 Ibid., A Dibranchiate Cephalopod (*Plesioteuthis*) from the Lithographic Stone (Lower Kimmeridgean) of Eichstädt, Bavaria. Proc. Mal. Soc., v. XI. London.
1918. Ibid., Recent researches on the Belemnite Animal. Qu. J. Geol. Soc., v. LXXIII.
1888—91. Crick u. Foord, Catalogue of the fossil Cephalopoda in the Brit. Mus. (Dibranchiata, Tetrabranchiata).
1893. Dames, W., Über die Gliederung der Flözformationen Helgolands. Sitz.-Ber. K. preuß. Ak. Wiss. Berlin, phys.-math. Kl.
1901. Dean, B., Notes on living *Nautilus*. Americ. Naturalist, v. XXXV.
1835. Deslongchamps, E., Mémoire sur les *Teudopsides*. Mém. Soc. Linn. Normandie, t. 5. Bull. Geol.
1824. Deshayes, G. P., Description des Coquilles fossiles des environs de Paris. t. II. Ibid. 1837.
1831. Ibid., Coquilles caractéristiques des terrains. Paris.
1839—57. Ibid., Traité élémentaire de Conchyliologie, t. III. Paris.
1915. Diener, C., Über die Beziehungen zwischen *Aulacoceras* Hauer, *Asteroconites* Tell. und *Dictyoconites* Mojs. Sitz-Ber. Ak. Wiss. Wien, Bd. CXXVI.
1912. Dollo, L., Les Céphalopodes adaptés à la vie nectique secondaire et à la vie benthique tertiaire. Z. Jahrb. Suppl. 15, Bd. I.
1891. Duval-Jouve, J., Bélemnites des terrains crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes) considérés géologiquement et zoologiquement, avec la description de ces terrains. C. R. Paris.
1849. Edwards, F. E., Monograph of Eocene Mollusca. Part. I. Cephalopoda. Palaeontogr. Soc.. London.
1877. Edwards, F. E. u. Wood, S. V., Monograph of Eocene Cephalopoda and Univalves of England, Pal. Soc. London.
1724. Ehrhardt, B., De belemnitis Suevicis dissertatio, qua in primis in obscuri hactenus fossilis naturam inquiritur. Leyden. (Erkannte zuerst die typische Ähnlichkeit mit Nautilus und damit den allgemeinen Cephalopodencharakter!)
1896. Engel, Th., Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. Stuttgart.

1906. Felix, Joh., Die Leitfossilien aus dem Pflanzen- und Tierreich in systematischer Anordnung. Leipzig.

1835. Férussac, A. E., Erster Teil der „Céphalopodes acétabulifères". Paris. (Fér. et d'Orbigny, A. de, Histoire naturelle génerale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835—1848 (meist 1839 und aus d'Orbignys Hand!).

1887. Fischer, P., Manuel de Conchyliologie. Paris.

1882. Fraas, E., *Loliginites (Geoteuthis) Zitteli* E. Fraas. Ein vollständig erhaltener Dibranchiate aus den Laibsteinen des Lias ε. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. XLV.

1910. Ibid., Führer durch die Kgl. Naturaliensammlung zu Stuttgart, 3. Aufl. Stuttgart.

1850. Fraas, O., Versuch einer Vergleichung des deutschen Juras mit dem französischen und englischen. N. Jahrb. f. Min.

1855. Ibid., *Loliginites alatus.* Württemb. Jahreshefte 11.

1866. Ibid., „Vor der Sündfluth". Stuttgart.

1878. Ibid., Aus dem Orient. II. Teil. Geologische Beobachtungen am Libanon. Stuttgart.

1908. Frech, F., Lethaea geognostica. 2. Das Mesozoikum. Bd. I. Trias. Stuttgart 1903—08.

1868. Frirén, P., Quelques mots sur une Bélemnite du Lias moyen. Metz Bull. Soc. Hist. N. Moselle. v. 12.

1853. Frischmann, L., Versuch einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten fossilen Tier- und Pflanzenüberreste des lithogr. Kalkschiefers in Bayern. Progr. Eichstädt. (Ältere Literatur!)

1872. Fritsch, A., Cephalopoden der böhmischen Kreideformation. (Unter Mitwirkung von H. Schlönbach.)

1910. Ibid., Miscellanea paleontologica. II. Prag.

1861. Gabb, W. M., *Synopsis* Moll. Cret. Form. 32.

1864—69. Gabb, W. M. u. Meek, Palaeontology of California. I. u. II. Geol. Surv. Calif.

1868. Gastaldi, B., (Über *Sepia Michelottii* †.) Mem. Accad. Sc. Torino (2) t. 24.

1904. Gemmellaro, G. S., I Cefalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia. Palermo.

1847—52. Geibel, C. S., Fauna der Vorwelt. Leipzig (Literatur!).

1852. Ibid., Deutschlands Petrefakten (Liste mit Synonyma und Fundorten).

1910. Grandjean, F., Le siphon des Ammonites et des Bélemnites: Bull. Soc. géol. France (4), t. 10 (vgl. auch: C. R. Paris, t. 150).

1898. Griffin, E. L., The anatomy of *Nautilus Pompilius.* Mem. Nat. Acad. Sc., v. VIII.

1861. Gümbel, C. W. v., Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges.

1915. Haniel, C. A., Die Cephalopoden der Dyas von Timor. Wanner, Pal. v. Timor. Stuttgart.

1860. Hauer, F. v., Nachträge zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Hallstädter Schichten. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. XLI.

1892. Ibid., Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien: I. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Buloy bei Serajevo. Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. LIX.

1865. Hébert, F., Sur le groupe de *Belemnites* auquel de Blainv. et d'Orbigny ont donné le nom de *B. brevis*. Bull. Soc. Géol. France (2), t. 22.
1877. Hector, On the Belemnites found in New Zealand. Trans. Proc. New. Zeal. Inst., v. X.
1915. Hilber, V., Die älteste bekannte und erste miocäne *Argonauta*. Mitt. naturw. Ver. f. Steiermark, Bd. LI. Graz.
1903. Hoernes, R., Zur Ontogenie und Phylogenie der Cephalopoden. Jahrb. k. k. Geol. Reichsanst, Bd. LIII. Vgl. auch Biol. Zentralbl., Bd. XXIII.
1886. Hoyle, W. E., Cephalopoda. Challenger Rep., v. XVI.
1889. Ibid., Observations on the anatomy of a rare Cephalopod (*Gonatus Fabricii*). Proc. Zool. Soc. London.
1864. Huxley, Th., On the structure of *Belemnitidae* . . . . Mem. geol. surv. Un. Kingdom.
1886. Huxley, Th. u. Pelseneer, P., Report on the specimen of the genus *Spirula* collected by H. M. S. Challenger. Chall. Rep., v. XLIV.
1872. Hyatt, A., Fossil Cephalopoda. Embryology. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, v. III.
1890. Jaeckel (Über *Acanthoteuthis*). Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin.
1999. Ibid. (Kriechspur von *Acanthoteuthis*). Z. d. D. geol. Ges., Bd. LI.
1902. Jaeckel, O., Thesen über die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden. Ibid. Bd. LIV.
1904. Ibid., Neue Beobachtungen an Orthoceren. Ibid. Bd. LV.
1891. Janet, Ch., Note sur trois nouvelles Belemnites sénoniennes. Bull. Soc. géol. Fr. (3), t. 19.
1896. Jatta, G., I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli (Sistematica). Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monogr.
1892. Joubin, L., Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. Arch. Z. Exp., t. 10.
1866. Keferstein, W., *Malacozoa cephalophora*. Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. III 2. Heidelberg 1862—66.
1910—13. Kilian, W., Lethaea geognostica. 2. Das Mesozoikum, Bd. III, Kreide. Stuttgart.
1915. Ibid., Contribution à l'étude des Faunes palaeocrétaeées du sud-ouest de la France. Mém. pour servir à l'explic. de la carte géol. de la France.
1770—75. Knorr, G. W., Verlustigung der Oogen . . . . 6 Teile in 3 Bänden, 190 kolor. Tafeln. Amsterdam.
1867. Koenen, A. v., Beitrag zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des norddeutschen Tertiärgebirges. Palaeontographica, Bd. XVI. (Vgl. auch 1865, Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. XVII, p. 429.)
1882. Ibid., Die *Gastropoda* . . . ., *Cephalopoda* und *Pteropoda* des norddeutschen Miocän. (II. Teil von: Das nordd. Miocän u. s. Moll.-Fauna.)
1885. Ibid., Über eine paläocäne Fauna von Kopenhagen I. Abh. d. n. Ges. Wiss., Bd. XXII. Göttingen.
1892. Ibid., Das norddeutsche Unter-Oligocän und seine Mollusken-Fauna. IV. Berlin.
1825. König, Icones fossilium sectilis. t. 2.
1801. Lamarck, J. B., Système des animaux sans vertèbres. Paris.
1900. Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. III 1. Mollusca. 2. Aufl. bearb. v. K. Hescheler.
1907. Langerhahn, A., Mitteilung an Herrn Joh. Böhm. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. LIX (1906).

1906. Leriche, M., Note sur le Genre *Vasseuria* Munier-Chalmas. Bull. Soc. Sc. Nat. de l'ouest de la France (2) t. 6. Nantes.
1912. Lissajous, M., Jurassique Maconnais. Fossiles caractéristiques. Bull. Soc. Hist. N. Mâcon. v. III.
1915. Ibid., Quelques remarques sur les Bélemnites jurassiques. Ibid. v. IV.
1896. Lönnberg, E., Notes on *Spirula reticulata* Owen and its phylogeny. Zool. Stud. Festskrift W. Lilljeborg. Upsala.
1916. Loescher, V., Zum Bett des *Actinocamax plenus* Blv. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. LXVIII.
1898. Logan, W., The invertebrates of the Benton, Niobara and Fort Pierre groups. Univ. geol. Surv. Kansas, v. IV. Palaeontology Part. 8. Topeka.
1848. Mantell, G. A., Observations on some Belemnites and other fossil remains of Cephalopoda in the Oxford-clay near Towbridge, Wiltshire. Philos. Trans. (Ibid. Supplementary observations 1850). (Vgl. auch: Ann. Mag. N. H. (2), v. X.)
1851. Ibid., Petrifications and their teachings. London.
1863. Mayer-Eymar, K., Liste par ordre systématique des Belemnites des terrains jurassiques. Journ. de Conch. t. 11.
1864—68. Ibid., Diagnoses de Bélemnites nouvelles. Ibid. t. 12—14.
1883. Ibid., Grundzüge der Classification der Belemniten. Zeitschr. d. D. geol. Ges.
1884. Ibid., Filiation der *Belemnites acuti*. Vierteljahrsschr. nat. Ges. Zürich.
1860. Meek, F. B. u. Hayden (Über *Phylloteuthis*, Name!) Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, v. XII.
1864. Meek, F. B., Smithsonian Chek List. N. Am. Cret. Fossils, v. XXVI.
1876. Ibid., A Report on the Invertebrate Cretaceous and Tertiary Fossils of the upper Missouri Country. U. S. Geol. Surv. of the territories, v. IX.
1832. Meyer, H. v., Palaeologica, zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. Frankfurt a. M.
1834. Ibid. Über *Leptoteuthis* n. G. Mus. Senkenbergianum I.
1836. Ibid., Mitteilung an Prof. Bronn. N. Jahrb. f. Min.
1846. Ibid. (Über *Trachyteuthis*). N. Jahrb. f. Min.
1856. Ibid., *Trachyteuthis ensiformis* aus d. lithogr. Schiefer in Bayern. Palaeontographica, Bd. IV.
1886. Meyer, O., and Aldrich, T. H., The tertiary Fauna of Newton and Wautubbee, Miss. Journ. Cinc. Soc. Nat. Hist., v. IX.
1847. Michelotti, G., Description des fossiles des terrains miocènes, de l'Italie septentrionale. Leyden.
1826. Miller, J. S., Observations on Belemnites. Gelesen am 4. April 1823. Trans. Geol. Soc. London (2) v. 1.
1802. Montfort, D. de, Histoire nat. des Mollusques. Paris 1802.
1808. Ibid., Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles. Paris.
1854. Morris, J., A catalogue of British Fossils. (2. edit.).
1882. Mojsisowics, E. v., Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. Abh. k. k. geol. Reichsanst. Wien, Bd. X.
1885. Ibid., Über das Belemnitengeschlecht *Aulacoceras*. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst., Bd. XXI. (Vgl. auch 1871).
1902. Ibid., Das Gebirge um Hallstadt. Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. VI, Suppl. 3. Daselbst auch: Die Cephalopoden der Hallstädter Kalke. Suppl. 1.

1872. Munier-Chalmas, E., Sur les nouveaux Genres *Belopterina* et *Bayanoteuthis*. Bull. Soc. Géol. France (2), v. XXIX. Paris (1871?)
1873. Ibid., Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologiques des Ammonites avec les Seiches. C. R. Paris.
1880. Ibid., Sur le genre Vasseuria. Bull. Soc. géol. France (3), t. 8. Paris.
1887. Ibid., Diverse Beiträge in Fischer, Manuel . . . (s. d.).
1828. Münster, S., Graf zu, Versteinerungen von Solnhofen. Kefersteins Teutschland, Bd. V. 3 p. 581.
1830. Ibid., Bemerkungen zur näheren Kenntnis der Belemniten. Bayreuth.
1830. Ibid., Bemerkungen über das Vorkommen von *Pterodactylus*, von fossiler *Sepia* und von *Coprolithen* in Deutschland. N. Jahrb. f. Min., Bd. I.
1832. Ibid., Beiträge zur Petrefaktenkunde. 1. Heft (in 2. Aufl. 1843). 3. Heft: 1840, 5. Heft: 1842, 6. Heft: 1843, 7. Heft: 1846. — Bayreuth.
1834, 1836. Ibid., Briefliche Mitteilungen an Bronn. N. Jahrb. f. Min.
1832. Ibid., Nouvelles observations sur les Bélemnites. Boué Mém. Géol. Pal. (Vgl. auch 1850, p. 295.)
1912. Murray, J. and Hjort, J., The depth of the Ocean. London.
1912. Naef, A., Cephalopoda. Handwörterb. d. Naturw., Bd. II. Jena.
1912. Ibid., Teuthologische Notizen Nr. 1—11. Zool. Anz., Bd. XXXIX—XL.
1913. Ibid., Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. II. Teil. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. III.
1916. Ibid., Systematische Übersicht der mediterranen Cephalopoden. Publ. Staz. zool. Napoli.
1917. Ibid., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena. G. Fischer.
1918. Ibid., Beiträge zur Kenntnis der fossilen Cephalopoden. Verh. Schweiz. naturf. Ges., 99. Vers. Zürich.
1919. Ibid., Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena. G. Fischer.
1919. Ibid., Bilder vom Bau und Leben der Tintenfische. Vierteljahrsschr. Züricher nat. Ges.
1920. Ibid., Über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz". Festschr. f. Zschokke. Basel.
1921. Ibid., Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. XXII.
1921. Ibid., Die Cephalopoden. 35. Monogr. der „Fauna und Flora des Golfes von Neapel". 1. Lieferung, Berlin. Friedländer und Sohn.
1921. Ibid., Über die Deutung belemnoider Fossilien auf Grund des Baues und der Entwicklung rezenter Tintenfische. Verh. Schweiz. naturf. Ges., 102. Vers. Schaffhausen.
1921. Ibid., Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden. Vierteljahrsschr. Zürch. naturf. Ges.
1922. Ibid., Über Bau und Entwicklung des Belemnitenrostrums. Eclogae Geologicae Helveticae, Bd. XVI.
1877. Nathusius-Königsborn, Untersuchungen über nicht zelluläre Organismen. Berlin.
1879. Nicholson, H. A. & Lydekker, R., 1889?, A Manual of Palaeontology. London and Edinburgh.
1885. Niemiec, J., Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal. Rec. zool. Suisse. t. 2.

1890. Norman, A. M., Revision of British Mollusca. Ann. Mag. N H. (6),. v. V.
1863. Ooster, W. A., Pétrifications remarquables des Alpes suisses. Catalogue des Céphalopodes des Alpes suisses. Genève.
1862. Oppel, A., Über jurass. Cephalopoden. Pal. Mitt. aus d. Mus. Kgl. Bayr. Staates. Stuttgart. (Vgl. auch Pal. Mitt. 1863 u. Württemb. Jahreshefte 1855, 12. Jahrg.)
1839. Orbigny, A. d' (vgl. Férussac 1835).
1841. Ibid., Considérations paléontologiques et géologiques sur la distribution des Céphalopodes acétabulifères. Ann. Sc. nat. (2), t. 16. Zoologie.
1842. Ibid., Mémoire sur deux genres nouveaux de Céphalopodes fossiles (les *Conoteuthis* et *Spirulirostra*) offrant des passages, d'un côté entre la Spirule et la Seiche, de l'autre entre les Bélemnites et les Ommastrèphes. Ann. sc. nat. (2) t. 17. Zoologie.
1840—49. Ibid., Paléontologie francaise. Paris. (Terres jurassiques, t. 1., 1842 — Terres crétacées, t. 1., 1840—1842.)
1845. Ibid., Mollusques vivants et fossiles . . . t. 1. Céphalopodes acétabulifères. Paris. Neuauflage 1855 (fast unverändert).
1846. Ibid., Paléontologie universelle des coquilles et des mollusques. Paris. Zum Teil identisch mit Moll. v. et foss., unter Weglassung der rezenten Formen. Fragment. Ebenso ist die Paléontologie étrangère nur als eine teilweise Wiederholung der Pal. univ. mit verminderten Tafeln gedacht. Beide Fragmente sind oft verquickt und verwechselt.
1850—52. Ibid., Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux Mollusques et Rayonnés. Paris (v. I—II, 1850, v. III, 1852).
1836. Owen, R., Cephalopoda. Todd's Cyclopaedia, v. I. London.
1843. Ibid., On Cephalopods with Chambered shells. Beeing the twentythird of the Hunterian Lectures delivered at the Royal College of Surgeons.
1844. Ibid., A description of Certain Belemnites, preserved with a Great Portion of their Soft Parts in the Oxford Clay. Philos. Trans. London. (Vgl. 1841.)
1855. Ibid., Notice of a new species of an extinct genus of Dibranchiate Cephalopoda (*Coccoteuthis latipinnis*) from the upper oolitic shales at Kimmeridge. Quart. Journ. geol. Soc. London, v. XI.
1860. Ibid., Paleontology (2. edition 1861).
1899. Parona, C. F., Note sui Cefalopodi terziarii del Piemonte. Palaeontogr. Ital., v. IV.
1842. Pearce, Ch. (Über *Belemnoteuthis*). Proc. Geol. Soc. London, v. III, p. 593.
1906. Pelseneer, P., Mollusca in: A Treatise on Zoology, edited by E. Lankester, v. V. London.
1912. Pfeffer, G., Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Zugleich eine monographische Übersicht der oegopsiden Cephalopoden. Erg. Plankt.-Exp. d. Humboldt-Stiftung. Kiel u. Leipzig.
1865—70. Phillips, J., A Monograph of British Belemnitidae. Palaeontographic Soc. London.
1899. Picard, K., Über Cephalopoden aus dem unteren Muschelkalk von Sondershausen. Monatsbl. d. D. geol. Ges.
1910. Ibid., *Campylosepia elongata* n. sp. Ibid.
1858—64. Pictet et Campiche, Matériaux pour la Paléontologie Suisse. v. I et II.
1902. Počta, Ph., Über die Anfangskammern der Gattung *Orthoceras* Breyn. Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. Prag.

1912. Pompeckj, F. J., Cephalopoda (Paläontologie). Handwörterb. d. Naturw., Bd. II. Jena. G. Fischer.
1836. Quenstedt, F. A., Über einige Hauptorgane der *Nautileen*. Arch. f. Naturf.
1836. Ibid., De notis *Nautilearum primariis*. Diss. Berolina.
1839. Ibid., *Loligo Bollensis* ist kein Belemnitenorgan. N. Jahrb. f. Min.
1843. Ibid., Die Flözgebirge Württembergs. Tübingen.
1846—49. Ibid., Die Cephalopoden. (I. Bd. zur Petrefaktenkunde Deutschlands.) Tübingen.
1852. Ibid., Handbuch der Petrefaktenkunde. (3. Aufl. 1885.) Tübingen.
1858. Ibid., Der Jura. Tübingen.
1829. Rang, M. S., Manuel de l'histoire naturelle des Mollusques et de leur coquilles. Paris.
1829. Raspail, F., Histoire naturelle des Bélemnites. Ann. Sc. d'Observation. Paris.
1893. Renevier, E., Bélemnites aptiennes. Bull. Vaud. Sc. N., V. XXIX. Lausanne.
1854. Reuß, A. E., Loliginidenreste in der Kreideformation. Abh. k. böhm. Ges. Wiss. (5), Bd. VIII.
1886. Riefstahl, E., Die Sepiaschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Palaeontographica, Bd. XXXII.
1856. Römer, F., Über *Palaeoteuthis Dunensis* aus dem devonischen Grauwackesandstein von Daun a. d. Eifel (ein devonischer Sepiaknochen . . .). N. Jahrb. f. Min. Vgl. Palaeontographica, Bd. IV, Taf. 13; Lethaea geogn., Bd. I, p. 520.
1858. Ibid., Zweites Exemplar von *Archaeoteuthis Dunensis* aus dem Tonschiefer von Wassenach am Laacher See. N. Jahrb. f. Min.
1890. Ibid., *Plagioteuthis*, eine neue Gattung dibranchiater Cephalopoden aus dem russ. Jura. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. XLII.
1910. Rollier, L., Matériaux p. la carte géol. suisse. (Nouv. Sér. livr. 25 [3. suppl.])
1908. Roman, F., Révision de quelques espèces de Bélemnites du jurassique moyen du jard et de l'ardèche. Bull. Soc. Sc. nat. Nîmes, v. XXXVI.
1829. Rüppell, E., Abbildungen und Beschreibung einiger neuen und wenig gekannten Versteinerungen von Solnhofen. Frankfurt a. M.
1711. Rumphius, G. E., *Thesaurus cochlearum*. Lugduni Batavorum.
1904. Sacco, F., i Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte XXX. Torino.
1867. Schloenbach, U., Über einen Belemniten aus der alpinen Kreide von Grünbach bei Wiener-Neustadt. Jahrb. geol. Reichsanst., Bd. XVII.
1867—68. Über *Belemnites rugifer* Schloenb. nov. sp. aus dem eocänen Tuffe von Ronca. Ibid. Bd. XVII u. XVIII.
1868. Ibid., Über *Sepia Vindobonensis* Schloenb. nov. sp. aus dem neogenen Tegel von Baden bei Wien. Ibid. Bd. XIX.
1820. Schlotheim, J. F. v., Die Petrefaktenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte. Gotha.
1913. Schwetzoff, A. S., Les Bélemnites infracrétacées de l'Abbehasie. Annuaire géol. min. Russie, v. II (15) Juriew.
1865. Seely, Vgl. Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. (p. 100).
1855. Simpson, M., The fossils of the Yorkshire Lias. London.
1913. Sinzow, J., Beiträge zur Kenntnis der unteren Kreideablagerungen des Nordkaukasus. (Travaux du Musée Géol. Pierre le Grand. Acad. Imp. Sc. Pétersbourg, t. 7.
1855. Sismonda, A., Sur la constitution géologique de la Tarantaise . . C. R. Paris.

1916. Smith, E. A., On the shells of South-African Species of the *Sepiidae*. Proc. Mal. Soc., v. XII. London.

1829. Sowerby, J. de, The Mineral Conchology of Great Britain, v. VI. London. (Deutsch bearbeitet von Ed. Desor. Durchgesehen und mit Anmerkungen und Berichtigungen versehen von Dr. L. Agassiz. — Solothurn 1842.)

1910. Sprengler, E., Die Nautiliden und Belemniten des Trichinopoly-Distrikts. Beitr. z. Pal. u. Geol. Öst.-Ung. u. d. Orients, Bd. XXIII.

1899. Steinmann, G., Über die Bildungsweise des dunklen Pigments bei den Mollusken, nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkkarbonat. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., Bd. XI.

1903. Ibid., Einführung in die Paläontologie. Leipzig.

1910. Ibid., Zur Phylogenie der *Belemnoidea*. Zeitschr. f. induct. Abstammung u. Vererbungslehre, Bd. IV.

1890. Steinmann, G. u. Döderlein, L., Elemente der Paläontologie. Leipzig.

1881. Steenstrup, J., Prof. A. E. Verrills to nye Cephalopodslägter: *Stenoteuthis* og *Lestoteuthis*. Overs. Danske Vid. Selsk Forh.

1820. Sternberg, K. Graf v., Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Leipzig u. Prag.

1863—65. Stoliczka u. Blanford, Fossil Cephalopoda of the Cretaceous Rocks of Southern India. (Pal. Indica.) Mem. Geol. Surv. East India. — Calcutta.

1911. Stolley, E., Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen unteren Kreide. Geol. Pal. Abh. (N. F.), Bd. X.

1911. Ibid., Studien an Belemniten der unteren Kreide Norddeutschlands. 4. Jahresber. niedersächs. geol. Ver. Hannover.

1919. Ibid., Die Systematik der Belemniten. 11. Jahresber. ibid.

1919. Ibid., Die Hiboliten und Neohiboliten der unteren Kreide in der Lethaea geognostica. 12. Jahresber. ibid.

1909. Stromer v. Reichenbach, E., Lehrbuch der Paläontologie. I. Teil: Wirbellose Tiere. Leipzig u. Berlin.

1865. Sueß, Ed., Über die Cephalopodensippe *Acanthoteuthis*. Sitz.-Ber. Wiener Akad., Bd. LI.

1738. Swammerdam, J., Biblia naturae. Bd. II. Leyden.

1893. Tate, R., Unrecorded Genera. Journ. Proc. Roy. Soc. New South Wales, v. XXVII.

1885. Teller, F., Fossilführende Horizonte in der oberen Trias der Sanntaler Alpen. Verh. k. k. geol. Reichsanst.

1909. Till, A., Über fossile Cephalopodengebisse. Verh. zool.-botan. Ges. Wien, Bd. LIX.

1900. Tornquist, A., Die Arbeiten der drei letzten Jahre über fossile Cephalopoden. 5. Triascephalopoden. Z. Zentralbl., Jahrg. 7.

1879. Tryon, G. W., Manual of Conchology. Philadelphia.

1882. Tullberg, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Sv. Vet. Acad. Handl., Bd. XIX.

1881. Vasseur, G., Recherches géologiques sur les terrains tertiaires de la France occidentale. Stratigraphie. Paris.

1830. Voltz, P. L., Observations sur les Bélemnites. Mém. Soc. Mus. Hist. N. Strasbourg, t. 1. Paris.

1835. Ibid., Notice sur l'*Onychoteuthis prisca* Münst. et sur les *Loligo Bollensis* et *Aalensis* Zieten. L'Institut, journ. gén. soc. trav. sc. Fr. étr., No. 147, Paris.

1836. Ibid., Notice sur les rapports des Bélemnites avec d'autres coquilles internes de Céphalopodes. Ibid. No. 157. (Vgl. auch No. 190 u. 196., vgl. ferner N. Jahrb. f. Min., p. 185, 323 u. 629, sowie 1837 p. 723.

1840. Ibid., Observations sur les *Belopeltis* ou lames dorsales des Bélemnites. Inst. t. 3. Paris

1860. Wagner, A., Die fossilen Überreste von nackten Tintenfischen aus dem lithographischen Schiefer und dem Lias des süddeutschen Juragebirges. Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. VIII.

1832. Wagner, R., *Acanthoteuthis*, ein neues Geschlecht der Cephalopoden, zu der Familie der *Loligineen* oder *Teuthidae* (Owen) gehörend. Münster, Beiträge, 1.

1893—94. Walther, J., Einleitung in die Geologie. Jena, G. Fischer.

1904. Ibid., Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Festschr. f. Haeckel.

1911. Wanner, J., Triascephalopoden von Timor und Rotti. N. Jahrb. f. Min. Beilagebd. XXXII.

1909. Weigner, St., Studien im Gebiete der Cenomanbildungen von Podolien . . . . Extr. Bull. Aacad. Sc. Cracovie. Classe sc. math. nat.

1912. Werner, E., Über die Belemniten des schwäbischen Lias und die mit ihnen verwandten Formen des braunen Jura (Acoeli). Palaeontographica, Bd. LIX.

1889. Whiteaves, Contributions to the Canadian Palaeontology, v. I.

1902. Willey, A., Contributions to the natural history of the pearly Nautilus. Zool. Results Willey. Cambridge.

1863. Winkler, T. C., Catalogue systématique de la Collection paléontologique du Mus. Teyler. Harlem.

1903. Wojcik, K., Die unteroligocäne Fauna von Kruhel-Maly bei Przemysl. I. Bull. Acad. Sc. Cracovie. (1904?)

1851. Woodward, S. P., Manual of the Mollusca. Suppl. 1856. (Neuauflagen.)

1883. Woodward, H., On a new Genus of Fossil „Calamary", from the Cretaceous Formation of Sahel-Alma, near Beirût. Libanon, Syria. Geol. Mag. (2) v. X.

1896. Ibid., On a Fossil Octopus (*Calaïs Newboldi*) from the Cretaceous of the Libanon. Quart. J. Geol. Soc., v. LII. London.

1896. Ibid., *Calaïs Newboldi* (preoccupied). Geol. Mag., v. III.

1901. Yoshiwara, S., On an apparently new species of *Argonauta* from the Tertiary of Izumo. Annot. Zool. Jap., v. III.

1822. Young, G., u. Bird, J., Geology of the Yorkshire coast. 2. ed. Witby 1829 (1828).

1830. Zieten, C. H. v., Versteinerungen Württembergs. Stuttgart.

1839. Ibid., Geognostisches Verzeichnis sämtlicher Petrefakten Württembergs mit Zitaten, ihre Abbildungen und Fundorte. Corr.-Bl. landw. Ver., Bd. I.

1868. Zittel, K. A. v., Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. Pal. Mitt. Mus. Kgl. bayr. Staates, Bd. II.

1885. Ibid., Handbuch der Palaeontologie, Bd. II. München u. Leipzig (1881—85).

1895. Ibid., Grundzüge der Palaeontologie. München u. Leipzig. Neubearbeitet von F. Broili. 2. Aufl., 1903, 3. 1910, 4. 1915, 5. 1921.

(Vereinzelte Literaturangaben finden sich auch im Text. Die Auseinandersetzung mit den vielerlei prinzipiell oder sachlich von unserer Auffassung abweichenden Anschauungen älterer Autoren ist nicht immer ausdrücklich erfolgt. Wo wir Abweichendes feststellen, ist sie als stillschweigend geschehen zu betrachten.)

Nachtrag.

1838. Bellardi, L., Notice sur *l'Argonauta nitida* Lk. Bull Soc. Geol. Fr. (1) t. 9. Paris.

1880. Bukman, J., On the *Belemnoteuthis Montefiorei.* Proc. Dorset. N. H. antiquarian Field Club v. 3 (1879).

1847. Cunnington, W., On the fossil Cephalopoda from the Oxford-Clay consistuting the genus *Belemnoteuthis* Pearce. London, Geol. Journ. Rec. Discoveries Brit. foreign Paleontology, v. 1.

1824. Cuvier, G., Sur des os de Sèche fossiles. Ann. Sc. Nat., t. 2. Paris.

1848. Dana, J. D., Fossils of the exploring expedition under the command of Charles Wilkes . . . . a Belemnite from Tierra del Fuego. Silliman Am. Journ. Sc. Arts. (2), v. 10.

1864. Dawkins, W. B., On the Rhaetic beds and White Lias of Western and Central Somerset. Qu. Journ. Geol. Soc. London, v. 20.

1866. Deshayes, G. B., Description des animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris, v. 2 et 3. (Erweiterung des Werkes von 1824!)

1874. Dumortièr, E., Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône, v. 2—4. Paris 1864—74.

1835. Férussac, A. E. de, Lettre sur les Bélemnites, adressée à M. le Prés. de l'Acad. Roy. des sciences. Ann. Sc. Nat. (2) t. 4. Zoologie. (vgl. auch C. R. Paris 1835, p. 341.)

1911. Frič, A., Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. Arch. f. nat. Landesdurchforschung von Böhmen, Bd. 15. Prag.

1861. Gabb, W. M., Description of a new species of Cephalopod, from the Eocene of Texas. Proc. Ac. nat. Sc. Philadelphia (1860).

1883. Guettard, Sur les bélemnites. Mém. diff. parties Sc. Arts. t. 5. Paris.

1859. Hehl, Die geognostischen Verhältnisse Württembergs. (Syst. Verz. der Belemniten, p. 206.) Stuttgart.

1889. Issel, A., Di una *Sepia* del pliocene piacentino. Boll. Soc. mal. Ital. v. 14. Roma.

1845. Kurr, A., Über einige Belemniten Württembergs. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württ. Bd. 1.

1678. Lister, M., Historia animalium. Londini.

1898. Lörenthey, E., *Sepia* im ungar. Tertiär. *(S. hungarica* n. sp.) Math. nat. Ber. Ungarn. Bd. 15.

1827. Michelotti, J., Obsersvation sur une Argonaute fossile. Ann. Sc. Nat. (2) t. 8. Zool. Paris.

1834. Münster, G., Graf zu, Über zwei neue Arten von Sepia. Stuttgart.

1899. Oppenheim, P., Über *Orcagnia trivigiana* n. g. et sp., einen neuen dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. 51. Verhandl.

1892. Parona, C. F., Descrizione di alcuni fossili miocenici de Sardegna. Atti Soc. Ital. Sc. Nat., v. 34. Milano.

1913. Pavlow, A. P., Les Céphalopodes du Jura et du Crétacé inf. de la Sibérie septentrionale. Mém. Ac. Imp. Sc. Pétersbourg.

1865. Phillipps, J., Note on *Xiphoteuthis elongata.* Geol. Mag. (1) v. 2. London.

1901. Reis, O. M., Eine Fauna des Wettersteinkalkes, 1. T. Cephalopoden. Geognost. Jahreshefte. Jahrg. 13 (1900) München, (vgl. auch Jahrg. 18 (1905).

1813. Schlotheim, E. F. v., Beitr. z. Naturgeschichte der Versteinerungen in geognost. Hinsicht. Leonh. Taschenb. f. ges. Mineralogie. 7. Jahrg. Frankfurt.

1824. Stahl, Übersicht üb. d. Versteinerungen Württembergs . . Corr.-Bl. württemb. landw. Ver. Stuttgart-Tübingen.

1876. Tate, R., u. Blake, J. F., The Yorkshire Lias. London.

1861. Trautschold, A., Recherches géologiques aux environs de Moscou. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou. t. 34.

1872. Vincent, G., Un *Belemnosepia* et un *Cerithium* nouveaux pour la Faune Bruxellienne. Ann. Soc. Malac. Belgique. t. 7. Bull. p. CXVII.

1901. Ibid, Contributions à la Paléontologie de l'éocène Belge. Céphalopodes dibranchiaux. Ann. (Mém.) Soc. Mal. Belg. t. 35. Bruxelles.

1856. Woodward, S. P., On the Ocurrence of the fossil genus *Conoteuthis* d'Orb. in England. Ann. Mag. Nat. Hist. (2) v. 17. London.

1829. Young, G., u. Bird, J., A geological survey of the Yorkshire coast. 2. ed.

Weitere Literatur findet man bei v. Bülow 1920 zusammengestellt.

Sachregister mit Anmerkungen[1]).

Aalensis (*Belopeltis* .., *Loligo* .., *Belemnites* ..) 105, 109, **125**, 129×, 169.

Abel, O. (Prinzipielle Bemerkungen) 7, 165, 214, 219, 221, 228.

Abstammungslehre 9, 10, 296.

Abst. u. Morphologie 4, 6, 9, 10.

Acanthopus 115.

Acanthoteuthis 29, 115, **177**.

A. conocauda 172×, 179, 189×.

A. Jaeckeli 172×, 179.

A. Montefiorei 176 (Dazu auch Crick 1907: Arms of „*Belemnites*") 178, 189×.

A. prisca 115.

A. problematica 151×, 152, 183, 189×.

A. speciosa 170×, 174, **180**, 189×, 250×, 252×.

Actinocamax **256**×, 297.

Alloteuthis 165, 217×, 220, 297.

Alveole 170× (Fig. 63d), 175, **195**.

Alveolit 195.

Alveolarfurchen 200, 201×, 246×, 247. (Ventralrinne, „Kanal".) [2])

Alveolarschlitze 200, 201×, 247.

Amblybelus 205×, **279**, 297.

Ancistroteuthis 189×, 298.

Apicallinie 204×, 206.

Architeuthis 107, 298.

Argonauta **287**, 288×, 291×, 293×, 300. Titelbild.

Armzahl 29, 160, 219, 252×.

Artbegriff 6.

Ascoceras 95.

Asteroconites 267.

Asymptoten 31×, 32, 105, 123×, 129×, 148×, 170×, 209×, 211×, 250×.

„Asymptotenfurchen" 265.

Atractites 263×, **270**, 276, 281, 296.

Die Gattung umschließt sowohl die ältesten als die jüngsten Aulacoceratiden und stellt den Hauptstamm der älteren Belemnoiden dar, auch an Vielgestalt. Sicher muß sie in natürliche Untergruppen aufgelöst werden, deren Rang und Verhältnis aber heute noch schwer zu bestimmen ist. Jedenfalls sind folgende Typen zu unterscheiden:

a) Rostren stark seitlich zusammengedrückt, in der Seitenansicht meist leicht keulenförmig. Deutliche weit auseinanderstehende Seitenfurchen, nach Art von *Calliconites Dieneri* Gemmellaro (s. d.), mit dem diese Arten wohl zu vereinigen sind. Hierher: *A. parvus*, *gracilis*, *sundaicus*, *acutus*, *lanceolatus*, v. Bülow 1915.

b) Rostren mäßig komprimiert, mit elliptischem Querschnitt, ohne deutliche Seitenfurchen. Hierher: *A. cylindricus* Hauer (vgl. v. Bülow 1915, p. 58).

c) Rostren nicht oder kaum merklich komprimiert, von subquadratischem bis fast kreisrundem Querschnitt, ohne deutliche Seitenfurchen, ventral etwas eingedrückt.

α. Im Profil zylindrisch-kegelig, kurz. Alveole stark exzentrisch.

Hierher: *A. quadratoides* Steinmann (1910, p. 118).

β. Im Profil plump keulenförmig.

Hierher: *A. claviger*, Bülow 1915.

d) Rostren schlank keulenförmig mit kreisrundem Querschnitt, *Hastites*-ähnlich. Hierher: *A. tenuirostris* Hauer 1887. Karn.-nor.-Stufe, vielleicht ein Vorläufer der Hastiten.

1) **Fett**gedruckte Zahlen bezeichnen die maßgebenden Stellen. Kreuzchen (×) die Abbildungen (stets nach Seitenzahl). Über die Stellung der Familien vgl. auch Textfig. p. 302.

2) Vgl. Neumayr, M., Über einige Belemniten aus Centralasien und über den Kanal der Belemniten. Verh. geol. Reichsanst. Wien. 1889.

Aulacoteuthis 243×, **245**, 246×, 297.
Aulacoceras 263×, **267**, 296.
Aulacoceratidae **262**, 263×, 296.
Äußere Platte (mittlere, innere, vgl. Rückenschild).
Axenfaden 203, 204×, 206.

Bayanoteuthinae **259**, 297.
Bayanoteuthis **259**×, 297.
Belemnitella 194, 201×, **255**, 297.
Belemnites allg. Bedeutung 194, typ. Petrefakte 170×.
B. semisulcatus (*Hibolites*) 168, 173, 180, 250×, 251.
Belemnitidae **193**, 194, 221, 224, 296. Armzahl (s. d.), Entwicklung 204×, 209×, Lebensweise 220, Phragmocon (s. d.), Proostracum (s. d.), Rekonstruktion (s. d.), Rostrum (s. d.).
Belemnoconus 246×, 297.
Belemnoidea (en) 30, **164**, 166×, 296.
Belemnopsinae **247**, 297.
Belemnopsis 246×, **249**, 297.
Belemnosella 31×, 33, **49**×, 297.
Belemnosepia 109, 169, 173.
Belemnosidae **48**, 299.
Belemnosis 49×, **50**, 51×, 299.
Belemnoteuthidae **276**, 297.
Belemnoteuthis 173, 186×, 189×, **276**, 297. Irrtümlich so: 172×.
Belopeltidae **125**, 297.
Belopeltis **125**, 129×, 169, 171, 297.
Beloptera **55**, 56×, 57×, 299.
Belopteridae **53**, 299.
Belopterella **59**×.
Belopteridium 53×, **54**, 299.
Belopterina 53×, **54**, 299.
Belosepia 39×, 80×, **82**, 83×, 299.
Belosepiella **60**, 280×, 299.
Belosepiinae **81**, 299.
Beloteuthidae **141**, 297.
Beloteuthis **142**, 143×, 148×, 297.
Berryteuthis (*Gonatide*) 29, 298.
Bildungsnormen, Gestaltungsnormen etc., vgl. Normen.
Bogenregion 108 = Mittelplatte.
Bollensis (*Loligo*, *Beloteuthis*, *Geoteuthis*) 125, 144, 165.
Brachybelus 204×, 231×, 233×, **241**, 296.
Bülow, E. v. 223, 263, 266, 305.

Calaïs 285.
Calliconites **273**, 296. (Ist kein Vorläufer der Teuthoidea wie p. 104, 162 vermutet.)
Capitulum 45×, 62×, 63×, 64×, 66×, 76×, 77×, 83×.
Celaenidae **150**, 297.
Celaeno **150**, 151× (fälschlich so: 181, 184) 297.
Celaenoteuthis **153**×, 297.
Cephalopoden. Schalentypus 14, Diagnose 17, System 18 (vgl. auch p. 310. Naef 1921).
Chaunoteuthis 27, 298.
Chiroteuthis 217, 298.
Chiroteuthidae 219.
Chirothauma 165, 218×, 298.
Chitinringe oder „Hornringe" sind die Kutikularbildungen zur Stützung der Saugkammerwand bei den Decapoden (vgl. p. 27, Fig. 5b: x, y, z) 28.
Chondrophora 101.
Chromatophoren 24.
Cirroteuthoidea 284, 285, 300.
Clavirostridae 207, 228.
Coeloteuthinae 229, 296.
Coeloteuthis **229**, 231×, 296.
Conchin 12.
Conchinduten 14×, 16.
Conirostridae 207, 228.
Conobelus 257×, **258**, 297.
Conothek 15.
Conoteuthis 172×, 278, 297.
Conus 103×, 105, 158, 159×, 160×, 217×. (Reste der Kammerung 157×, 218×).
Conusfahne 105, 108.
Cranchiidae 299.
Crassicarinati 135.
Ctenoglossa 300.
Cylindroteuthinae **242**, 297.
Cylindroteuthis **242**×, 243×, 297.

Dactyloteuthis 204×, 231×, 236, **244**, 297.
Decapoda 25, 296.
Dibranchiata 19, 21 (Diagnose), 24, 296.
Dicoelites **254**, 297.
Dictyoconites 263×, **270**, 296.

Diploconus 33, 172×, **278**, 297.
Doppelfurchen 198.
„*Dorateuthis*“ 118.
„*Doratopsis*“ 217×.
„*Doryanthes*“ 115.
Duvalia **257**×, 258, 297.
Duvaliinae **257**, 297.

Eingraben der Sepioiden 43.
Ähnlich verhalten sich auch die typischen Octopodiden nach Absolvierung eines pelagischen Larvenzustandes (vgl. Cephalopoden, Bd. I, Kap. 50).
Eledone 286×, 300.
Embryonen von *Loligo* 159×, *Sepia* 98×, *Sepietta* 98×.
„Embryonalrostrum“ (sogenanntes) nach Stolley 204×, **206**—208, richtiger Jugendrostrum; vgl. auch 268.
„Embryonalkammer“, (sogenannte), richtiger Anfangskammer 207.
Embryonalschale der Belemniten 204×, 209×, von Sepia 39×, 91×, 98×, von Spirula 73.
„Embryonalfaden“ 203; vgl. Primordialrostrum.
Endoceratidae 16, 95.
Enoploteuthis 298 (fälschlich so: 116).
Entwicklung des Belemnitenrostrums 204×.
Exzentrizität des Wachstums beim Rostrum 47, 210.

Flossen: Entstehung 36, Beziehung zu Muskelmantel und Schale 34×, 114×, 160× (a_2).
Flügel (vgl. Conusfahne) 107—108.

Gabel 77×, 79, 80×, 86×.
Gastrobelus 233×, **234**, 296.
Geoteuthis 122, 123×, 124× („*G. Zitteli*“ 133×), 297.
Gladius 32, 105, 157×.
Glyphiteuthis **140**, 134×, 297.
Gonatus 157×, 159, 298.
„*Gonioteuthis*“ 256×.

Haken 26, 187, 189×, 252×.
„*Hastatidae*“ 247.
Hastites 222×, **226**, 227×, 296.
Hastitinae **225**, 296.
„*Heliceras*“ 68.
Hemisepius 84, 299.
Heteroglossa 300.
Hibolites 204×, **249**. 250×, 297.
Homaloteuthis 204×, **241**, 296.
Hornring (vgl. Chitinring).
Hydrostatik des Phragmocons 17.
Hyperbellinien 108, 174, 204×, 209× (vgl. Seitenplatte 211×).
Hyperbelzone (= Seitenplatte, ibid.).
Hypostracum 12×, **13**, 14×, 15, 107 (vgl. Perlmutterschicht).

Idiosepius 33, 97, 299.
Illex 220, 298.
Jugendrostrum 204× (vgl. Embryonalrostrum).

Kalkduten 14×, 16.
Kalmar 101.
Kammerschnecke 24
Kelaeno (vgl. *Celaeno!*)
Kelaenidae (vgl. *Celaenidae!*)
Kopffuß 11.
Keulenrostrum **192**, 220, 226.
Knorpelstäbchen 285.
Korrosionsformen 201, 256×.
Krümmung der Apikallinie zur Kompensation der Ventralkrümmung von Proostracum und Progmoconus 47, 210.

Leachia 27, 299.
Lebensweise: Sepioidea 43, Teuthoidea 104, 156, 193. Belemnoidea 191—193.
Leptoteuthis **119**, 120×, 297.
Lioglossa 300.
Lioteuthis 110×, **132**, 297.
Listroteuthis 193.
Loliginites 102, 129×, **130**, 297.
Loligo 155×, 297. *L. sagittata* 116, 190.
„*Loligosepia*“ 122, 125, 126, 252.

Mantel 12×, 31, 32.
Mantelsack 11 (d. i. der typischerweise von der Schale eingeschlossene Teil des Molluskenkörpers im Gegensatz zum Kopffuß. Vgl. Naef 1911, p. 83.)
Megateuthis 204, 237×, **239**, 296.
Mesohibolites **254**, 297.

Mesoteuthoidea 32, **135**, 297.
Metasepia 84, 299.
Metateuthoidea 32, **154**, 297.
Mittelplatte 31×, 32, 105, 209×, 210, 211×, 250×.
Mittelfeld 108 (hier = Mittelplatte), 114×, 121 (Teil der Mittelplatte).
Mollusca, Schema 12×.
Morphologie, Grundanschauung 2, 4, 296, vgl. Palaeomorphologie.
Muskelmantel 22, 24, 31, 42×, 191.
Myopsida 19, 40, **101**, 191, 297.

Nackenhafte 22.
Naef, Ad., 310 (Über die Einheit des Arbeitsplanes vgl. das Vorwort!)
Nannobelus 231×, **232**, 297.
Neohibolites **254**×, 297.
Normen (Bildungs-, Gestaltungs-) 6, 8—10, 296.

Octopoda 25, **283**, 300.
Octopodidae 25, 285, 300.
Octopodoteuthidae 27, 298.
Octopus 286×, 292, 300.
Ocythoë 291, 300.
Odontobelus 204×, 231×, **238**, 296.
Oegopsida 40, 101, 158, 160×, 191, 298.
Ohrläppchen 161.
„*Ommastrephes*" 115, 116, *O. Meyrati* 135.
Ommatostrephes 11, 298.
Ommatostrephidae 220, 298.
„*Onychites*" 187, 189×.
Onychoteuthis 160×, 298.
„*O. prisca*" 102, 115, 116, 125, 168, 178, 190.
Orthoceren 281.
Oxyteuthis 204×, 243×, **244**, 297.

Pachyteuthis 204×, **244**, 297.
Palaeoctopoda 18, **285**, 300.
Palaeoctopus **285**, 286×, 300.
Palaeololiginidae **147**, 148×.
Palaeomorphologie 2, 8, 296.
Palaeosepia 125.
Parabelopeltis 108, **128**, 129×, 297.
Parobolarfeld 31, 105, 108, 211× (= Mittelplatte des Proostracums).
Parahibolites **254**, 297.
Paraplesioteuthis 110×, **111**, 129, 297.
Passaloteuthinae 230, 296.
Passaloteuthis 204×, **232**, 233×, 296.
Periostracum 12×, 13, 44, 107, 176.
Perlmutterschicht 13, 240 (vgl. Hypostracum).
Pfeiler 14×, 15, 73×, 74×.
Philpott 168.
Phragmoconus **15**, 212.
Phragmoteuthis 172×, 186×, 189×, **261**, 296.
Phylloteuthis **149**, 297.
Phylogenie als Pseudogenealogie 2—6.
Plesioteuthidae **111**, 297.
Plesioteuthis 110×, **113**, 114×, 297.
Pleurobelus 233×, **235**.
Polypodoidea **284**, 300.
„*Polyteuthidae*" 207.
Primärlid 21.
Primärmantel (= Hautmantel) 12×, 22.
Primordialrostrum 203, 204×.
Proostracum 31×, 209×, 210, 211×.
„*Protodecapus*" 167×.
„*Protosepioides*" 45×.
„*Prototeuthis*" 103×.
Prototeuthoidea 32, **108**, 297.
Pseudoalveole 202, 256×.
Pseudobelus 202, 257×, 297.
Pseudoduvalia **258**, 297.
Pseudohastites **234**, 243, 296.
Ptiloteuthis **150**, 297.

Quenstedt, F. A., 102, 108, 169, 173, 203, 221.

Radula 39.
Regulation der Längsaxe 47, 210. Vgl. auch Ventralkrümmung (des Phragmocons).
Rekonstruktion, Prinzip 7, Belemnitenschale 168, 204×, 209×, 211×, 250×, Belemnitentier 186×, 204×, 209×, 211×, 213. Ältere Versuche: 214×, 215×, 216×. Abel: 220×. Andere Formen: 54×, 57×, 120×, 139×, 186. Schalen: 49, 51, 59, 62, 64, 76, 117, 120, 123, 124, 129, 137, 250.
Rhabdobelus **228**, 257, 296.
Rhaphibelus **245**, 250×, 297.

„*Rhopalobelus*“ 226.
„*Rhopaloteuthis*“ 258.
Rondeletiola 99, 299.
Rostrum im eng. und weit. Sinn: 175 bis 176. Entwicklung 203, 204 ×, 268 ×. Funktion 192. Hauptformen 197 ×.
Rückenschild 78, Schichten 91 ×.

Salpingoteuthis **235**, 237 ×, 243, 246 ×, 296.
Saugnäpfe 27.
Schalensack 24.
Schalenskulptur vgl. Zuwachs.
Schalenwachstum vgl. Zuwachs.
Schichtung der Schulpe 105—107, 109 (Gladien u. Proostraca!).
Schulp 31 (Typen).
Schwimmbewegungen (vgl. Trichterfunktion).
Seitenbogenzone 105, 211 ×.
Seitenfeld d. Mittelplatte 121 (vgl. Mittelfeld).
Seitenfurchen 198, 265.
Seitenlinien d. Conothek 211 ×.
Seitenflügel 57 ×, 64 ×.
Seitenkanten 54 ×, 62 × (bei 3).
Seitenwülste 44 ×, 51 ×.
Sepia, Jugendform: 39 ×, 78 ×, 98 ×.
— Embryonalschale: 39 ×, 91 ×, 98 ×.
— Schulpstruktur 80 ×, 86 ×, 88 ×, 91 ×.
— Fossile Formen: 92, unechte: 93.
— Systemat. Stellung 299.
„*Sepia*“ *venusta* 291.
„*Sepialites*“ 130, 134 ×.
Sepiidae **78**, 299.
Sepiinae **84**, 299.
Sepioidea 32, 38, 45 ×, 299.
— Entwicklung 39 ×, Lebensweise 43.
Sepiola 33, 299 (vgl. auch *Sepietta*!).
Sepiolidae 97, 299.
„Sepiophora“ 94.
„*Sepioteuthis*“ 102, 169 (297 im richt. Sinn).
Sipho 15 (bei Dibranchiaten stets ventral, randständig 264).
Spirula **69**, 299, Jugendform 39 ×, 41 ×, 73 ×, erwachsen 69 ×, 71 ×, 73 ×, 74 ×.
Spirulidae **68**, 299.
Spirulirostra 39, **62**, 63 ×, 64 ×, 66 ×, 299.
Spirulirostrella **50** ×, 299.
Spirulirostridae **60**, 299.
Spirulirostridium **61**, 62 ×, 299.
Spirulirostrina **75**, 76 ×, 299.
„*Spirulisepia*“ 77 ×.
Spitzenfurchen 198.
Stabilisierung des Gleichgewichts 95.
Stammesgeschichte 2, 3, 296.
Statik der Luftkammern 191.
Steinmann, G. 9, 271, 273.
Sthenoteuthis 157 ×, 165, 298.
Stolley, E., 206, 223, 228.
Streckung (sekundäre des Phragmocons) 47, 57 ×, 64 ×, 73.
Stützleisten 15.
Styloteuthis **119**, 297.
Styracoteuthis 259, 260, 297.

Tentakelarme 25 ×, 167 ×, 189, 252 ×.
„Tenuicarinati“ 135.
„Tennimarginati“ 208.
Tetrabranchiata 19, 20.
„*Teudopsis*“ 130, 136, 190.
„*Teuthidae*“ 173.
„*Teuthis*“ 32.
„Teuthoden“ 181.
Teuthoidea 32, **101**, 103 ×, 297.
„*Teuthopsis*“ 147.
„*Teuthos*“ 32.
Thysanoteuthis 261, 298.
Tintenfisch 21, 24.
Tintenbeutel 24, 177, 195.
Trachyteuthidae **136**, 297.
Trachyteuthis 134 ×, **137** ×, 139 ×, 297.
Tremoctopus 291, 300.
Trichterapparat 22.
Trichterfunktion 23.
Trichterhafte 26.
Trichterklappe 26.
Tschulok, S., Deszendenzlehre. Jena 1922.
Tusoteuthis 149, 297.

Vampyroteuthidae 285, 300.
Vasseuria 259 ×, **280**, 297.
Vasseuriidae **280**, 297.
Ventralkrümmung des Phragmocons 47.
Ventralrand 40.
Ventralwand 33, 44, 105.

Wachstum der Molluskenschalen 13. Vgl. Zuwachsstreifung.

Werner 223.
Wulst 79.

Xiphoteuthis 173×, **275**, 296.

Zuwachsstreifung. Für die Rekonstruktion der Form von Fragmenten (Umriß und Plastik) und der Ontogenese der Schulpe (wie aller Molluskenschalen) ist die Z. besonders wichtig. Vgl. 110×, 123×, 129×, 143×, 148×, 204×, 209×, 250×. Es gibt dreierlei Z.:

1. Randstreifung, von der schrittweisen Vergrößerung der Schalenfläche herrührend und meist, aber durchaus nicht immer in ähnlichen Figuren mehr oder weniger konzentrisch oder exzentrisch und randparallel fortschreitend (143×). Im Kern die Primordialschale.

2. Längsstreifung, von der Verschiebung einzelner Punkte des Schalenepithels (Matrix) herrührend und zentrifugal von der Primordialschale ausstrahlend (137×), auf dieselbe daher hinweisend, wo der Anfangsteil fehlt (123×).

3. Schichtstreifung auf Bruch- und Schnittstellen (wie 1) (204×). [Zeichnungen und Schalenskulpturen rühren vielfach von Unebenheiten, die der Zuwachsstreifung entsprechen, her. Doch können sekundäre Auflagerungen in ihrem Fortschreiten den primären Zuwachs kreuzen (110×) und Unebenheiten nach einander von verschiedenen Matrixstellen übernommen werden (288× d)].

Liste neuer Arten:

1. *Acanthoteuthis Jaeckeli* 172×, **179**.
2. „ *problematica* 151×, **183**.
3. *Belemnosis Coßmanni* **51**×.
4. *Belemnoteuthis acuta* 171×, 246. Diese Bezeichnung möchte ich für die auf Fig. 64c dargestellten schlanken Phragmocone mit Scheiden vorschlagen, die mit Sicherheit nirgends recht unterzubringen sind.
5. *Beloptera longa* 56×, **57**×.
6. *Belopteridium puerilis* 53×, **54**.
7. *Celaenoteuthis incerta* **153**×.
8. *Lioteuthis problematica* 110×, **132**.
9. *Paraplesioteuthis magna* 110×, **112**.
10. *Spirulirostra sepioidea* 66×, **67**
11. *Spirulirostridium obtusum* **61**, 62×.

Über neue Bildung und Namen von Genera und Familien vgl. man p. 296 bis 300.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Die angegebenen Preise sind die im Mai 1922 gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind unverbindlich.

Othenio Abel

o. ö. Prof. der Paläobiologie an der Universität Wien.

Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Mit 507 Abbild. im Text und 1 farb. Tafelbild. VIII, 643 S. gr. 8° 1922 Mk 120.—, geb. Mk 155.—

Inhalt: 1. In der Lößsteppe von Krems in Niederösterreich. — 2. In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit. — 3. Landschaft und Tierleben des Wiener Beckens in der mittleren Miozänzeit. — 4. Am Bridgersee zwischen den Vulkanen von Wyoming in der mittleren Eozänzeit. — 5. Das Niobrarameer der oberen Kreideformation Nordamerikas. — 6. In den Sumpfwäldern Belgiens zur unteren Kreidezeit. — 7. Das Tierleben am Atlantosaurusstrome in Nordamerika und am Tendagurudelta in Ostafrika während der unteren Kreidezeit und oberen Jurazeit. — 8. Am Strande von Solnhofen in Bayern in der Oberjurazeit. — 9. In der Holzmadener Bucht des süddeutschen Liasmeeres. — 10. In den Wüstengebieten der südamerikanischen Karroo zur Permzeit. — Sachregister. — Autorenregister.

Das Tierleben der Vorwelt nicht nur in seinen Einzelgestalten, sondern in seiner Gesamtheit als Lebensbild im Rahmen seiner einstigen Umwelt dem Verständnis näher zu bringen, ist eines der wichtigsten Ziele der Paläobiologie. Diesem Ziele, das der auf dem Gebiete der Paläozoologie rühmlichst bekannte Verfasser auf neuen, bisher noch nicht beschrittenen Wegen zu erreichen sucht, dient das vorliegende Buch. Weiteren Kreisen werden erstmals die Methoden der paläobiologischen Forschung vertraut gemacht, deren Kenntnis es ermöglicht, sich über die Grundlagen der wissenschaftlichen Rekonstruktionen vorzeitlicher Lebensbilder ein vollständiges Urteil zu bilden. Das Buch hilft damit beitragen, der noch vielfach verbreiteten Meinung, daß es es sich bei den oft sehr mühevollen Versuchen um phantastische Spekulation ohne tieferen wissenschaftlichen Wert handelt, den Boden zu entziehen. Die Darstellung wird durch vorzügliche und sorgfältig ausgewählte Abbildungen in reichem Maße unterstützt.

Lehrbuch der Paläozoologie. Mit 700 Abbild. im Text. XVI, 500 S. gr. 8° 1920 Mk 80.—, geb. Mk 110.—

Die Naturwissenschaften 1921, Nr. 4:

Kein Buch läßt die Neubelebung der gesamten Paläontologie durch die Paläobiologie besser hervortreten als dies Lehrbuch — kein Forscher war aber auch besser geeignet als gerade Abel, eine neue Paläontologie zu schreiben. Er mußte sie sogar verfassen; er als der geistige Vater der Paläobiologie mußte den Nutzen seiner Richtung, der angezweifelt worden war, für die Gesamtwissenschaft beweisen. . . . das lebensvollste, frischeste und anregendste Lehrbuch der Paläozoologie, das es in irgendeiner Sprache der Erde gibt. Ein Deutscher schrieb es — wir wollen und können stolz darauf sein!

Die vorzeitlichen Säugetiere. Mit 250 Abbildungen und 2 Tabellen im Text. VII, 309 S. gr. 8° 1914 Mk 76.—, geb. Mk 108.—

Inhalt: Einleitung. — Die erhaltenen Überreste der fossilen Säugetiere. — Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste. — Die wichtigsten Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen. — Die ältesten Säugetierreste. — Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das System der lebenden Säugetiere. — Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere. Aufstieg, Blüte und Niedergang der Säugetierstämme. — Sachregister.

Zeitschrift für Morphologie, Bd. XVII, Heft 3:

Das vorliegende Buch bringt eine vorzügliche Übersicht über die vorzeitlichen Säugetiere, erläutert durch zahlreiche vortreffliche Abbildungen. Für die Forscher, welche sich mit der Abstammung des Menschen beschäftigen, ist es eine unentbehrliche Unterlage, welche in ansprechender klarer Form es ermöglicht, die Stellung der Primaten zu den Säugetieren und ihre Abstammungsverhältnisse in richtiger Weise zu beurteilen. . . . Ich glaube behaupten zu dürfen, daß Abels vorzügliches Buch in besonders hervorragender Weise uns über alle wichtigen Tatsachen aus der Anatomie der fossilen Säugetiere orientiert. Es verdient also als ein besonders empfehlenswertes Werk bezeichnet zu werden. G. Schwalbe.

Die Rekonstruktion des Diplodocus. Mit 5 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. (Abhandlungen der Zool.-botan. Gesellschaft in Wien. Band V, Heft 3.) II, 60 S. Lex.-8° 1910 Mk 21.60

Die Cephalopoden. Von Prof. Dr. **Carl Chun,** Leipzig. Zwei Teile. (Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia. Bd. XVIII.) gr. Fol. (34,5×25,5 cm.)

I. Teil: **Oegopsida.** Mit 32 Abbild. u. 2 Tafeln im Text und einem Atlas mit 61 Tafeln. S. 1—402. 1910 Mk 2475.—

II. Teil: **Myopsida. Octopoda.** Mit 39 Abbildungen im Text und 34 Tafeln. S. 403—552. 1915 Mk 1125.—

Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen unteren Kreide. Von **E. Stolley** in Braunschweig.

I. **Die Belemnitiden der norddeutschen unteren Kreide.** 1. Die Belemnitiden des norddeutschen Gaults (Aptiens und Albiens). Mit 8 Lichtdruck-Tafeln. (Geolog. paläontolog. Abhandlungen. Neue Folge Band X, Heft 3.) 72 S. (31×23,5 cm) 1911 Mk 162.—

Untersuchungen über silurische Cephalopoden. Von **Henry Schroeder,** Berlin. Mit 1 Abbild. im Text und 6 Lichtdrucktafeln. (Geolog. und paläontolg. Abhandlungen. N. F., Bd. I, 4.) 48 S. (31×23,5 cm.) 1891 Mk 90.—

Die cepholopodenführenden Kalke des unteren Carbon von Erdbach-Breitscheid bei Herborn. Von **E. Holzapfel,** Aachen. Mit 8 Lichtdruck-Tafeln. (Geolog. u. paläontolog. Abhandlungen. N. F. Bd. I, 1.) 74 S. (31×23,5 cm) 1889 Mk 144.—

Die Sehorgane am Mantelrande der Pecten-Arten. Entwicklungsgeschichtliche und neuro-histologische Beiträge mit anschließenden vergleichend-anatomischen Betrachtungen. Von **Max Küpfer,** Zürich. Mit 18 Abbildungen im Text und 8 Tafeln. V, 312 S. gr. 8° 1916 Mk 180.—

Grundzüge der marinen Tiergeographie. Anleitung zur Untersuchung der geographischen Verbreitung mariner Tiere, mit besonderer Berücksichtigung der Dekapodenkrebse. Von Dr. **Arnold E. Ortmann,** Princeton N. J. (U. S. A.) Mit 1 farb. Karte. IV, 96 S. gr. 8° 1896 Mk 22.50

Inhalt: 1. Geschichtlicher Überblick über die Entwicklung der tiergeographischen Wissenschaft. — 2. Die wichtigsten physikalischen Lebensbedingungen. Lebensbezirke und Facies. („Bionomie".) — 3. Die Verbreitung der Tiere: Beförderung und Verhinderung der Verbreitung; Verbreitungsmittel. — 4. Die marinen tiergeographischen Regionen. — 5. Einfluß der geologischen Veränderungen der Erde auf die Verbreitung der Tiere. Geologischer Wechsel der klimatischen, topographischen und biologischen Verhältnisse. — 6. Bionomie und geographische Verbreitung der Dekapodenkrebse. — 7. Überblick über den Stand unserer Kenntnis der geographischen Verbreitung anderer Tiergruppen.

Zoologisches Wörterbuch. Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke, verfaßt von Prof. Dr. **E. Bresslau** in Straßburg i. E. und Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. E. Eichler in Stuttgart, Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart, Prof. Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Dr. J. Wilhelmi in Berlin, revidiert und herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 595 Abb. im Text. XXI, 737 S. gr. 8° 1912 Mk 162.—, geb. Mk 225.—

Die zweite Auflage enthält über 5500 Artikel.

Aus der Heimat 1908, Heft 5:

Wer sich eingehender mit zoologischen Studien abgegeben, ja, wer auch nur eines der vielen naturphilosophischen Werke der Neuzeit mit Nutzen lesen will, braucht ein solches Wörterbuch unbedingt.

Neue Weltanschauung 1913, Heft 2:

. . . ein Werk, das des höchsten Lobes würdig ist und das berufen erscheint, der Wissenschaft große Dienste zu leisten. Es erleichtert das Studium selbst schwieriger Fachwerke und macht sie weiteren Kreisen überhaupt erst zugänglich.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.